

108 -
BIBLIOTHEQUE
A. N.
Lett. D'Orsay 4
THESE
présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY
UNIVERSITE DE PARIS XI

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITE
(mention Sciences)

par

Wimala Devi PONNIAH

1ère THESE : Recherches sur le fonctionnement floral de
Streptocarpus nobilis C. B. Cl.

2ème THESE :

Soutenues le

avril 1971 devant la Commission d'Examen

M.M. MANGENOT) Président

CHOUARD }
SCHNELL } Examineurs

DEXHEIMER (Faculté des Sciences de Nancy)

THESE
présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY
UNIVERSITE DE PARIS XI

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITE
(mention Sciences)

par

Wimala Devi PONNIAH

1ère THESE : Recherches sur le fonctionnement floral de
Streptocarpus nobilis C. B. Cl.

2ème THESE :

Soutenues le avril 1971 devant la Commission d'Examen

M. M. MANGENOT) Président

CHOUARD }
SCHNELL } Examineurs

DEXHEIMER (Faculté des Sciences de Nancy)



à Monsieur le Professeur G. MANGENOT

Streptocarpus nobilis, l'une des quelques espèces de Gesnériacées qui, de l'Afrique australe, se sont avancées jusqu'en Afrique occidentale, est une plante peu commune, mal connue, et dont les caractères retiennent l'attention. Elle produit, dans les conditions naturelles, des fleurs de deux sortes, chasmogames et cleistogames. Il serait intéressant de connaître le déterminisme et l'organisation de ces différents types de fleurs. Tout ce que l'on peut découvrir de nouveau concernant les Gesnériacées est, d'ailleurs, intéressant, car cette famille, surtout répandue dans l'hémisphère S. et dans la zone tropicale, est encore loin d'avoir été complètement étudiée. Telle est l'origine des recherches dont l'exposé va suivre. Avant d'aborder cet exposé, nous rappellerons brièvement ce que sont la famille des Gesnériacées et le genre Streptocarpus.

*

*

*

Nous tenons à remercier tout spécialement Monsieur le Professeur MANGENOT qui, après nous avoir accueillie dans son laboratoire de la Faculté des Sciences d'Orsay, a guidé notre travail de recherche. Son inlassable sollicitude, ses nombreux et précieux conseils, ses encouragements sans cesse renouvelés, nous ont permis de surmonter beaucoup de difficultés. Aussi, nous serions très heureuse s'il acceptait que ce mémoire lui soit dédié en gage de notre haute estime et profonde reconnaissance.

Nous exprimons notre sincère et respectueuse considération à Monsieur le Professeur CHOUARD qui a bien voulu accepter d'être le Rapporteur de notre thèse, ainsi qu'à Monsieur le Professeur SCHNELL qui s'est intéressé à notre travail et nous a fait l'honneur de faire partie de notre Jury.

M. le Professeur MANGENOT nous a placée sous la tutelle de Monsieur le Professeur DEXHEIMER. Nous n'oublierons pas sa bienveillance à notre égard. Son enseignement, ses observations et ses critiques ont contribué grandement à améliorer notre manuscrit et je lui en dois beaucoup de reconnaissance. Monsieur le Professeur NEVILLE a bien voulu revoir la partie morphologique de notre travail. Qu'ils soient assurés de notre profonde gratitude.

Nos remerciements vont également à tous ceux qui nous ont donné des conseils, Mesdames CORAIL, MANGENOT, PRUDHOMMEAU, Monsieur MOUTON, et à ceux qui ont collaboré à la présentation matérielle de ce travail, Mademoiselle RAYER, Madame DEFOUG, Messieurs FROGER et ROMENS. Toutes nos expériences passionnantes n'ont été possibles que grâce à Monsieur EHRMANN et à son équipe, et à Messieurs HALPERN, HELGEN et CHAVANNE.

*

*

*

SOMMAIRE

I.- HISTORIQUE ET CARACTERES DES GESNERIACEES

- 1.1.- La famille des Gesnériacées
- 1.2.- Les sous-familles des Cyrtandroideae et Gesnerioideae
- 1.3.- Historique du Genre Streptocarpus
- 1.4.- Quelques données sur l'espèce étudiée : Streptocarpus nobilis
 - 1.4.1. Découverte et définition de l'espèce
 - 1.4.2. Données connues sur la morphologie, le développement et la floraison.

2.- MATERIEL ET METHODES

3.- EXPOSE DE NOS EXPERIENCES

- 3.1.- Le développement de Streptocarpus nobilis
 - 3.1.1. La germination
 - 3.1.2. Le développement en jours longs
 - 3.1.2.1. En fort éclaircment
 - 3.1.2.2. En faible éclaircment
 - 3.1.3. Le développement en jours courts
- 3.2.- Quelques expériences
 - 3.2.1. Transfert de jours longs en jours courts
 - 3.2.2. Transfert de jours courts en jours longs
- 3.3. - Le développement de quelques espèces acaulescentes
- 3.4. - L'étude comparée des 3 types de fleurs chez S. nobilis
 - 3.4.1. Les fleurs ~~chasmogames~~
 - 3.4.2. Les fleurs ~~cleistogames~~
 - 3.4.3. Les fleurs semi-cleistogames

3.5.- La structure des inflorescences

3.6.- L'étude cytologique des fleurs

3.6.1. Le pollen

3.6.1.1. De la cellule-mère au grain de pollen

3.6.1.2. Les grains de pollen mûrs

3.6.1.3. Les essais de germination

3.6.2. L'ovule et le sac embryonnaire

3.6.2.1. La formation de l'ovule et du sac embryonnaire

3.6.2.2. L'ovule et le sac embryonnaire achevés

3.6.3. La pollinisation et la fécondation

3.6.3.1. La pollinisation

3.6.3.2. La fécondation

3.7.- Embryogénèse

3.7.1. Formation de l'albumen

3.7.2. Formation de l'embryon

3.7.3. Graine et fruit mûrs

4.- CONSIDERATIONS GENERALES

4.1.- Le développement

4.2.- La reproduction

4.2.1. Les travaux antérieurs

4.2.2. Nos résultats

4.2.2.1.- Les fleurs chasmogames

4.2.2.2. - Les fleurs cleistogames et les fleurs
semi-cleistogames

5.- RESUME

6.- BIBLIOGRAPHIE

I. - HISTORIQUE ET CARACTERES DES GESNERIACEES

1.1. - La famille des Gesnériacées

Les Gesnériacées sont des plantes terrestres ou épiphytiques, herbacées ou sous-ligneuses, érigées ou rampantes, rarement arbustives, à feuilles opposées. Les herbes sont annuelles ou vivaces.

Les fleurs, solitaires ou disposées en cymes inflorescentielles, sont hermaphrodites et zygomorphes. Chaque fleur comprend 5 sépales, 5 pétales, 4 ou 2 étamines et 1 ou 2 staminodes.

L'ovaire est supère ou infère ou plus ou moins infère et uniloculaire. La placentation est pariétale et chaque placenta porte de nombreux ovules anatropes.

Le fruit est généralement une capsule (une baie dans certaines Cyrtandroidées) contenant de très nombreuses graines minuscules (parmi les plus petites connues).

L'embryon est droit et occupe toute la loge disponible (chez les Cyrtandroideae) ou une partie de cette loge (chez les Gesnerioideae).

A l'exception du genre Klugia, les graines sont albuminées. Le tégument est généralement épais et ornementé.

La première Gesnériacée découverte est Ramonda myconi trouvée dans les Pyrénées et signalée par Jacques DALECHAMPS en 1587 (Historia Generalis Plantarum). Ramonda myconi est maintenant connue sous un autre nom : Ramonda pyrenäica .

La famille des Gesnériacées appartenant à l'ordre des Tubiflorales est très évoluée et répandue dans le monde. Elle contient environ 125 genres et 2000 espèces décrites jusqu'à présent. La plupart d'entre-elles vivent dans les régions tropicales de l'Ancien et du Nouveau Monde, surtout dans les forêts des montagnes : Columnnea, Besleria et Gesneria, Sinningia, Achimenes, etc... en Amérique tropicale, Klugia (3 espèces de l'Inde et 1 espèce du Mexique), Cyrtandra (fles du Pacifique), Coronanthera (9 espèces en Nouvelle Calédonie), Rhyncoglossum (de Malaisie aux Philippines), Saint-paulia, Streptocarpus (Afrique tropicale, etc ...).

Toutefois les genres Haberlea (2 espèces), Ramonda (1 espèce), Jankaea (1 espèce) sont endémiques dans certaines montagnes d'Europe : Haberlea : Balkans ; Ramonda : Balkans, Pyrénées ; Jankaea : Grèce. D'autres petits genres : Briggsia (Tibet du Sud), Conandron (Japon), Opithandra (Japon) ; Rhabdothamnus (Nouvelle Zélande) ont une répartition extratropicale. Certaines espèces de Streptocarpus, acaules en rosette (S. cyaneus, S. parviflorus, S. rexii, etc...), ou unifoliées (S. dunnii, S. galpinii, S. grandis, S. wendlandii, S. saundersii, etc ...) sont aussi extratropicales : leur aire, qui est aussi l'aire de diversification du genre, se situe, en Afrique du S., au sud du Tropique du Capricorne.

1.2. - Les sous-familles des Cyrtandroideae et Gesnerioideae

Une dernière monographie de la famille des Gesnériacées a été publiée par FRITSCH (1893-1894) : selon lui, les Gesnériacées comprennent deux sous-familles, Cyrtandroideae (Jack.) Endl. et Gesnerioideae (Dum.) Endl., divisées en 18 tribus.

Le Syllabus der Pflanzenfamilien de 1936 distingue les Cyrtandroideae des Gesnerioideae par la situation de l'ovaire vis à vis de la corolle ;

ainsi :

Les Cyrtandroideae sont définies par l'hypogynie
les Gesnerioideae par l'épigynie .

Récemment MORTON (1938, 1939, 1944), BURTT (1947, 1954, 1963), MOORE (1957) et LEUWENBERG (1958) ont étudié la taxonomie et la nomenclature de cette famille.

BURTT, en 1962 a proposé la division des deux sous-familles en se basant sur l'égalité ou l'inégalité des cotylédons sans tenir compte de la situation de l'ovaire par rapport à la corolle. WILLIS s'est rallié à l'idée de BURTT, le caractère des cotylédons étant prépondérant sur celui de la position de l'ovaire :

Cyrtandroideae, à cotylédons inégaux et fleurs hypogynes

Gesnerioideae, à cotylédons égaux et fleurs épigynes .

Les grains de pollen des Gesnériacées sont petits mais chacun présente une ornementation sur sa surface externe. Selon WOODS, on peut faire une distinction entre les deux sous-familles, en se basant sur l'étude morphologique des grains de pollen : les Gesnerioideae , en principe, possèdent des grains plus grands et à ornementation plus accusée que les Cyrtandroideae.

Bien que la famille des Gesnériacées soit très évoluée, les sous-familles ont conservé quelques caractères archaïques, tels que l'ovaire supère chez les Cyrtandroideae et les cotylédons égaux chez les Gesnérioideae.

IVANINA, en 1966, a constaté que quelques genres non cités de la sous-famille des Cyrtandroideae possèdent encore 5 étamines et une corolle actinomorphe, caractères très archaïques.

Les Cyrtandroideae sont très répandues dans les zones tropicales et sub-tropicales de l'Ancien Monde (exceptionnellement dans le Nouveau Monde : tribu des Columnneae), tandis que les Gesnerioideae occupent les mêmes zones, mais seulement dans le Nouveau Monde.

1.3.- Historique du genre Streptocarpus

En 1818, James BOWIE a introduit, au Jardin de Kew, une Gesnériacée découverte dans la province du Cap, dans une propriété appartenant à M. George REX. En 1827, HOOKER a donné à cette plante le nom de Didymocarpus rexii. Didymocarpus, créé par WALLICH en 1819, était alors le nom générique réservé aux Gesnériacées à ovaire ^{des}supère allongé linéaire. Mais, en 1828, LINDLEY a montré qu'il convenait de ~~séparer~~ séparer de ce genre les espèces à fruit linéaire tordu en spirale et a créé pour celles-ci le genre Streptocarpus (streptos = tordu ; carpos = fruit).

Le genre Streptocarpus de la sous-famille ^{des}~~du~~ Cyrtandroideae, comprend, aujourd'hui 132 espèces environ (BURTT, ~~sous~~ ^{de} presse), dont la plupart sont autochtones en Afrique du Sud (Natal, Transvaal, province du Cap et Madagascar); quelques espèces vivent aussi en Afrique orientale tropicale (Tanganyika, Kenya); une espèce (S. nobilis) appartient à la flore de l'Afrique occidentale et quelques autres (trois espèces, d'après HILLIARD) existent en Asie tropicale (de la Birmanie à Sumatra).

Les Streptocarpus sont acaules ou caulescents. Parmi les Streptocarpus acaules (sous-genre Streptocarpus), certains (S. cyaneus, parviflorus, rexii, etc ...) forment à la surface du sol, quelques uns, au moins, au sommet d'un court rhizome, une rosette de feuilles (section Rosulati). D'autres, S. dunnii, grandis, wendlandii, etc ... groupés dans la section unifoliati ne possèdent qu'un très petit nombre de feuilles, soit qu'elles développent ex-

clusivement leur plus grand cotylédon (celui-ci assure alors, seul, pendant toute la vie, la fonction assimilatrice et peut atteindre, chez S. wendlandii, jusqu'à 90 cm. de longueur et 60 cm. de largeur), soit qu'elles produisent quelques feuilles étroitement imbriquées au dessus du grand cotylédon, soit qu'elles développent successivement, après le grand cotylédon assimilateur, mais destiné à disparaître, des feuilles dont chacune remplace la précédente tandis que celle-ci se dessèche (S. polyanthus, HILLIARD, 1965); plusieurs feuilles d'âge différent peuvent alors coexister. Les Streptocarpus du sous-genre Streptocarpus sont tous sud-africains ou malgaches.

Les Streptocarpus caulescents (sous-genre Streptocarpella) sont moins nombreux (S. caulescens, nobilis, etc ...); ils forment une tige érigée, haute au maximum dans les conditions naturelles, de 50 à 60 cm. et portent des feuilles opposées, avec entre-noeuds plus ou moins longs. Les Streptocarpus d'Afrique et d'Asie tropicale sont tous des Streptocarpella ; à Madagascar des représentants des deux sous-genres coexistent (19 espèces appartiennent au sous-genre Streptocarpus et 7 espèces au sous-genre de Streptocarpella ; HUMBERT, 1967).

Le cycle de développement de ces plantes (de la germination à la formation des dernières graines et à la sénescence) varie suivant les sections.

Les Streptocarpus de la section Rosulati sont, en général, pérennes et polycarpiques ; quelques espèces sont peut-être annuelles ; sont aussi polycarpiques les Streptocarpus unifoliati qui produisent plusieurs feuilles successives et une inflorescence pour chaque feuille (HILLIARD, 1965) ; mais d'après notre expérience personnelle, leur vie s'achève en 2 ans.

Enfin, les Streptocarpella paraissent monocarpiques et achèvent leur cycle en un an.

Du point de vue des types biologiques, les Streptocarpus paraissent ainsi présenter tous les intermédiaires entre des chaméphytes en rosette à cycle long, des chaméphytes monophylles à cycle plus ou moins abrégé et des thérophytes à cycle long, tel est, en particulier, le cas de S. nobilis dont le cycle de développement normal est de l'ordre de 11 à 12 mois.

1.4.- Quelques données sur l'espèce étudiée : Streptocarpus nobilis .

1.4.1. Découverte et définition de l'espèce

L'aire de Streptocarpus nobilis, du sous-genre Streptocarpella, s'étend de la Guinée au Cameroun et à la République Centre-Africaine.

Cette espèce a été découverte par C.B. CLARKE en 1883 (Index Kewensis, vol. II). Il l'a décrite grâce à un échantillon appartenant à HEUDELOT, échantillon qui existe, encore aujourd'hui dans l'Herbier du Museum de Paris (n 729).

Nous reproduisons ci-dessous la diagnose de C.B. CLARKE
S. nobilis : erecta, macra, minute viscoso-pubescens ; foliis ellipticis tenuiter membranaceis, subtus fere glabris ; cymis axillaribus, numerosis, longis 3-4 dm ; multifloris. Herba metralis, foliis pedunculisque oppositis. Folia longa 9 cm , lata 5 cm , breviter acuta, basi rotundata, integra aut remote obtuse dentata, supra minute sparsim pubescentia, subtus secus nervos obscure puberula ; nervi primarii laterales untrunque 10 ; petioli 5 cm . Pedunculi 10-15 cm , erecti ; cyma dichotoma, ramis elongatis laxe racemosis ; flores longe pedicellati, saepius in unaquaque dichotomia geminati. Calyx longus 2-4 mm , segmentis fere linearibus. Corolla longa 18 mm , tubulosa, extus villosula. Capsula longa 5 cm , villosa .

Senegambia ; in ditione Zandonnais .

Nous complétons cette diagnose par les indications suivantes :

Streptocarpus nobilis est une herbe annuelle, érigée, superficiellement enracinée. Selon MANGENOT, elle peut atteindre 1 m. de hauteur dans les stations naturelles, tandis qu'en serre, en jours longs, elle atteint facilement 1 m, 50.

L'axe principal est épais, un peu succulent et pubérent. Il porte, à chaque noeuds des feuilles opposées décussées ; la plante ayant achevé sa croissance, haute de 1 m. à 1 m, 50, comprend de 14 à 16 noeuds.

A chaque noeud une feuille est légèrement plus grande que l'autre (anisophyllie), la dimension des feuilles décroissant de la base au sommet. La plus grande feuille mesure de 17 à 19 cm de long tandis que la plus petite atteint une longueur de l'ordre de 6 à 8 cm.

Le pétiole, long de 5 à 7 cm , est marqué d'une gouttière ventrale. Le limbe, cordé-lancéolé, est légèrement acuminé au sommet et denté sur son pourtour. Il est couvert de poils minuscules, plus visibles sur sa partie ventrale que sur sa partie dorsale. La nervure principale, rougeâtre, est située dans une légère dépression de la face supérieure du limbe. Les nervures secondaires, de 13 à 15 , sont très arquées. Les inflorescences naissent dans les aisselles des feuilles. Chaque inflorescence, longue de 36 cm environ, porte une vingtaine de fleurs. Chasmogames, cleistogames, ou de type intermédiaire, ces fleurs seront, plus loin (cf. p.30) décrites en détail.

Le fruit est une capsule à vulves tordues et s'ouvrant, à maturité par deux fentes spiralées sur lesquelles s'échappent des graines extrêmement nombreuses, minuscules ellipsoïdes, et ornementées sur leur face externe sauf aux deux extrémités. Les plantules portent deux cotylédons inégaux (anisocotylie).

1.4.2. Données connues sur la morphologie, le développement et la floraison.

Depuis 1937, les auteurs suivants ont contribué à l'étude de S. nobilis.

En décembre 1937, pour la première fois, LAWRENCE a remarqué le rôle joué par la photopériode sur quelques pieds de S. nobilis en provenance du Nigeria. Ces plantes sont restées naines (4 cm de hauteur) portant chacune une feuille et une douzaine de fleurs cleistogames à corolle blanche réduite. LAWRENCE a récolté des graines formées à partir de ces fleurs cleistogames, puis les a fait germer en mai 1939 : les plantes ont poussé rapidement (environ 75 cm de hauteur) et ont porté des fleurs cleistogames et des fleurs chasmogames.

A partir de ces observations, il conclut que le développement ultime d'une plante de Streptocarpus nobilis dépend de la durée du jour qui joue un rôle très important dès le stade plantule. Pour le vérifier, LAWRENCE a semé, de nouveau, quelques graines de S. nobilis et, en repiquant les jeunes plantules en 6 pots différents, il leur a donné 6 régimes différents de photopériodisme respectivement : 6h. , 8h. , 10h. , 12h. , 14h. , 16h. d'éclairement quotidien artificiel.

Les plantes des trois premiers lots (6h. , 8h. et 10h. d'éclairement) sont restées naines mais ont porté des fleurs cleistogames. Au contraire, les plantes des trois autres lots (12h. , 14h. et 16h. d'éclairement) ont continué de croître normalement.

Une expérience ultérieure lui a montré que le seuil de la durée du jour pour la floraison de S. nobilis est de l'ordre de onze heures environ.

En 1940-42, HILL a constaté, chez S. nobilis, l'apparition de deux types de fleurs portés sur une même inflorescence : fleurs chasmogames à

grande corolle caduque, et des fleurs cleistogames à corolle réduite, qui ne s'épanouissent jamais, mais, au contraire des fleurs chasmogames persistent à l'apex du fruit. HILL a aussi remarqué un troisième type de fleurs, peu différent des fleurs cleistogames : les corolles sont identiques sauf que leurs lobes sont séparés au sommet, ménageant ainsi un orifice par lequel le stigmate peut sortir.

En 1965, MANGENOT a décrit, pour la première fois, la morphologie de cette espèce dans les stations naturelles. Selon lui, les plantules peuvent fleurir très précocement soit au stade des deux cotylédons soit après la formation des deux premières feuilles. Ces fleurs précoces restent toujours à l'état de boutons fermés mais produisent cependant des graines fertiles susceptibles de propager l'espèce. Selon MANGENOT, ces fleurs cleistogames reparaissent à tous les stades de développement de la plante et même parmi les fleurs chasmogames qui se forment uniquement sur les plantes adultes, bien ramifiées, et dont la hauteur peut atteindre 1 m.

En 1966, ROSSINI et NITSCH ont fait quelques expériences sur l'induction de la floraison in vitro chez S. nobilis en utilisant des disques de feuilles. Ces disques foliaires prélevés sur une plante en phase végétative sont cultivés in vitro et soumis soit à des jours longs, soit à des jours courts. Des bourgeons se forment sur la nervure principale. Ceux qui sont apparus en jours longs restent végétatifs alors que ceux formés en jours courts produisent des fleurs cleistogames. A partir de cette expérience, ROSSINI et NITSCH ont conclu que S. nobilis est une plante de jours courts.

Puis NITSCH, en 1967, a tenté de nouvelles expériences de photopériodisme sur les plantes de la même espèce. Ces plantes ont été soumises à des éclairagements journaliers longs (16h.) ou courts (9h.) après avoir été élevées dans les serres en régime de jours longs jusqu'à 25cm. de hauteur. Selon lui la plante reste végétative lorsque la période lumineuse est de 16 h. mais, produit, au contraire, des fleurs cleistogames quand la durée de l'éclairement

n'est que de 9h. Ainsi NITSCH a réaffirmé que S. nobilis est une véritable plante de jours courts. Par contre, quand il a interrompu les nuits longues de 15h. par 1h. de lumière rouge (environ 1000 ergs/cm²/sec.), il a obtenu des fleurs chasmogames situées uniquement à la partie supérieure de la plante.

2.- MATERIEL ET METHODES

Notre point de départ a été un lot de graines de Streptocarpus nobilis en provenance de Côte d'Ivoire (région de Man). Ces graines ont été semées, en terrine, sur du mélange riche en humus. Puis les jeunes plantules ont été repiquées et élevées dans des conditions de photopériodisme constant, soit en jours longs (15 h.), soit en jours courts (8 h.). Les plantes soumises aux jours longs étaient cultivées en serre avec un éclairage continu d'appoint (lampes MLL 500 w. de Philips à lumière mixte incandescence et fluorescence) réglé de telle manière que, quelle que soit la saison, la plante était exposée à une forte lumière pendant au moins 15 h.⁽¹⁾. Les températures étaient constamment voisines de 29°.

Les plantes soumises aux jours courts étaient cultivées dans une salle éclairée constamment (lampes fluorescentes HPL 400. de Philips) pendant 8 heures, et maintenue à une température de 25° (jour) et de 22° (nuit).

Tous les objets (boutons floraux, étamines, ovaires, etc ...) ont été fixés après sous vide partiel dans le liquide de Navachine, puis déshydratés à l'alcool et inclus dans la paraffine.

... /

(1) Pendant les périodes de jours longs, c'est-à-dire en juin et juillet (au moins 15h. de lumière naturelle quotidienne), les lampes ont été éteintes : les plantes ont reçu alors au moins 15h. de lumière naturelle.

Toutes les coupes ont été faites à une épaisseur variant entre 6 et 8 μ et colorées par l'hématoxyline ferrique ou par le réactif de Feulgen.

Après coloration et déshydratation , les coupes ont été montées dans le baume du Canada.

Enfin nous avons essayé de faire germer les grains de pollen des 3 types de fleurs sur le milieu synthétique suivant :

lactose	150 g.
nitrate de calcium	0, 1 g.
acide borique	0, 1 g.
leucine	0, 1 g.
proline	0, 1 g.
alanine	0, 1 g.
biotine	0, 01 g.
acide nicotinique	0, 01 g.
eau distillée q.s.p.	1 litre

Ce milieu nous a été conseillé par J. DEXHEIMER, qui l'a employé pour étudier la germination des grains de pollen d'un grand nombre d'espèces d'Angiospermes, et notamment ceux de deux espèces de Gesnériacées : Streptocarpus caulescens, Aeschynanthus pulchra .

.../

3.- EXPOSE DE NOS RECHERCHES

3.1.- Le développement de *Streptocarpus nobilis*

Pour une étude complète du développement de *S. nobilis*, nous avons suivi tout d'abord la germination de la graine et la formation de la plantule à deux cotylédons inégaux, puis nous avons considéré le comportement de la plante et le phénomène de la floraison en fonction des photopériodes constantes (15 h. et 8 h. d'éclairement).

3.1.1. La germination

Chaque graine (fig. 1a) est plus ou moins ellipsoïde et mesure 480μ sur 170μ . (62.000 graines environ par gramme). En général, une graine semée en jours de 15h. germe en 10 jours environ, en jours de 8h., la germination est plus lente (15 jours environ). Il s'agit alors de graines récoltées l'année précédente. Mais, nous avons aussi essayé de faire germer, en 1970, des graines récoltées vers la fin de 1965 : la durée de la germination est alors de l'ordre de un mois.

La germination est épigée et donne tout d'abord une petite plantule à deux cotylédons égaux mesurant chacun 1 mm. de long (fig. 1b). Les deux cotylédons restent étalés sur la surface du sol. Cette jeune plantule possède une racine comprenant un axe et quelques radicelles qui se ramifient très rapidement. Peu de temps après, un de ces cotylédons devient beaucoup plus grand, tandis que l'autre, éphémère, commence à se dessécher (anisocotylie) (fig. 1c). Chaque plantule présente un hypocotyle assez court (de 2 à 2,5 cm.), dont le bourgeon apical reste à l'état de repos. Ces particularités de la germination chez *S. nobilis* ont déjà été remarquées par CASPARY en 1885 (cf. BURTT et WOODS, 1958). Nous avons constaté, en outre, qu'existent, à l'aiselle de chaque cotylédon, deux (petit cotylédon) et trois (grand cotylédon)

bourgeons sériaux. Nous retrouvons ces bourgeons sériaux (de 1 à 5) dans l'aisselle de toutes les feuilles de la plante. Il s'agit là, sans doute, d'un caractère commun à tous les Streptocarpus de la section Streptocarpella et de la sous-section unifoliati : les inflorescences successives qui se forment à la base du grand cotylédon des unifoliati ont pour origine des bourgeons sériaux.

Il faut souligner, bien entendu, que ces jeunes plantules à 2 cotylédons égaux sont identiques les unes aux autres, quel que soit le régime photopériodique dans lequel elles sont placées. Les différences morphologiques liées à chaque régime photopériodique n'apparaissent que plus tard.

3.1.2. Le développement en jours longs

Nous avons étudié ce développement sous des intensités lumineuses différentes .

3.1.2.1. En fort éclairage

" En fort éclairage " signifie que les plantes ont été élevées en serre, d'octobre à mai, sous des lampes donnant, à 50 cm. du sol, pendant toute la journée de 15 heures, un éclairage d'appoint de 5.000 lux, soit 25.500 ergs/cm²/sec. Du fait de ce puissant éclairage, les fluctuations dues à la lumière naturelle, pendant les sombres journées d'hiver, peuvent être considérées comme négligeables.

Environ 5 semaines après le semis, un des deux bourgeons sériaux (le bourgeon supérieur) situés dans l'aisselle du petit cotylédon donne naissance à un rameau comprenant deux paires de feuilles portées sur un axe très court (fig. 2 et 3); rarement, une très courte pousse supplémentaire à deux très petites feuilles se forme à partir du bourgeon inférieur (fig. 4). Deux semaines après l'apparition de la première pousse feuillée à l'aisselle du petit cotylédon, l'un des deux bourgeons sériaux situés à l'aisselle du grand cotylédon donne, lui

aussi, naissance à une pousse végétative comprenant une dizaine de feuilles opposées décussées (fig. 4). A chaque noeud de ces pousses cotylédonaire, une feuille est très légèrement plus grande que l'autre (anisophyllie).

Deux mois après le semis, le bourgeon de l'axe principal, qui était jusqu'à maintenant à l'état de repos, entre en activité et donne naissance à une tige simple portant aussi des feuilles opposées décussées, et plus ou moins inégales à chaque noeud. Ensuite, apparaissent, à partir des bourgeons sériaux situés dans l'aisselle de chaque feuille, deux très courtes pousses végétatives, la première portant deux paires de feuilles, la deuxième une paire seulement (fig. 4).

La tige principale continue de grandir et devient nettement plus vigoureuse. Sept mois plus tard, elle mesure environ 75 cm. de hauteur ; les dernières feuilles sorties (au 11ème et 12ème noeuds) présentent alors une épïnastie entraînant une torsion du pétiole et de la base du limbe (fig. 5). Cette épïnastie, déjà signalée en 1967 par NITSCH, annonce invariablement l'apparition très prochaine des inflorescences dans la partie supérieure de la plante.

La plante produit alors, au douzième noeud, des cymes inflorescentielles axillaires portant environ 20 fleurs et dont la structure a été étudiée en détail (cf. p.30). A la base de ces premières inflorescences, on remarque cinq ou six fleurs semi-cleistogames et ensuite les fleurs chasmogames (fig.6). Les inflorescences qui apparaissent après neuf mois à l'aisselle des feuilles du treizième, quatorzième et quinzième noeuds ne portent que des fleurs chasmogames. La plante grandit toujours et la plante peut atteindre, finalement 150 cm de hauteur. Les inflorescences du seizième noeud portent des fleurs chasmogames, sauf les ramifications ultimes qui ne différencient plus que des fleurs semi-cleistogames, puis cleistogames.

Il est remarquable que dans ces dernières inflorescences, l'ordre

d'apparition des fleurs semi-cleistogames et chasmogames soit inversé par rapport aux premières inflorescences (noeud 12).

Vers le mois de septembre toutes ces fleurs se flétrissent et le bourgeon terminal meurt.

Ensuite, tous les bourgeons, y compris les bourgeons cotylédonaire et les bourgeons des ramifications axillaires produisent des inflorescences pauciflores de fleurs cleistogames (3 fleurs) ou même des fleurs cleistogames isolées (fig. 7). Ce fait a déjà été signalé par NITSCH en 1967 au cours de ses expériences de photopériodisme. La généralisation de l'induction florale a pour conséquence la différenciation de tous les bourgeons qui précèdent de peu la mort de la plante, vers le douzième mois .

Nous proposons le calendrier suivant pour montrer l'importance de la chronologie absolue puisqu'elle est la même quelle que soit la date du semis.

<u>Mois</u>	<u>OBSERVATIONS</u>
7 premiers mois (fin octobre à fin mai)	(Les plantes ont une croissance végétative importante formation de 12 noeuds. Taille fin mai : 75 cm. (À la fin du 7ème mois, apparition de l'épinastie sur (les feuilles des 11ème et 12ème noeud .
8ème mois (juin)	(Formation des noeuds 13 et 14. Taille : 98 cm. (Les bourgeons axillaires des feuilles du 12ème noeud (forment des inflorescences dont les premières fleurs (sont cleistogames, les suivantes, chasmogames.
9ème et 10ème mois (juillet et août)	(Formation des noeuds 15 et 16. Taille : 150 cm. (Inflorescences des fleurs chasmogames aux 13ème, (14ème puis 15ème noeud .
11ème mois (septembre)	(La mort du bourgeon terminal entraîne l'arrêt de la (croissance végétative. Taille : 150 cm. environ. (Inflorescences au 16ème noeud. Les fleurs sont d'a- (bord chasmogames, puis semi-cleistogames et cleis- (togames. Tous les bourgeons de la plante produisent (des inflorescences de fleurs cleistogames.
12ème mois	(La plante meurt .

Quelle que soit la date du semis, la première floraison se produit toujours au 8ème mois, ainsi, des plantes semées en janvier fleurissent en septembre, et, celles semées fin avril-mai fleurissent en décembre-janvier.

Il est intéressant d'évaluer la fécondité de ces plantes élevées en régime de jours longs. Chaque plante fournit de 90 à 150 fruits dont les longueurs varient de 1 à 6,5 cm. Aucune différence significative n'existe dans les dimensions et la fertilité des fruits formés par les fleurs chasmogames, semi-cleistogames et cleistogames (fig. 8).

3.1.2.2. En faible éclairement

" En faible éclairement " signifie que les plantes ont été élevées, pendant la période d'octobre à mai, à des distances des lampes telles que l'intensité lumineuse reçue de celles-ci pendant les 15 heures d'éclairement quotidien, soit de l'ordre de 500 à 50 lux (2.550 à 255 ergs/cm²/sec.).

La différence essentielle avec les plantes recevant un puissant éclairement est que, pendant l'hiver, la tige s'allonge beaucoup moins vite et même, de décembre à février, s'allonge à peine⁽¹⁾. La croissance de l'appareil caulinaire recommence et s'accélère ensuite. Mais le retard n'est pas rattrapé : au moment où apparaissent les premières cymes inflorescentielles, en même temps que chez les plantes ayant reçu un puissant éclairement ; les tiges sont beaucoup moins hautes : 6 à 8 entrenoeuds seulement ont été formés (12 chez les plantes fortement éclairées ; cf. p. 16) . Les cymes portant les fleurs chasmogames sont moins fournies ; mais leur structure est semblable ; et la formation de fleurs semi-cleistogames précédant les fleurs chasmogames,

... /

(1) Cette inhibition est sans doute l'effet du faible éclairement naturel des jours d'hiver. L'exposition sous des lampes très lumineuses compense les faibles luminosités naturelles diurnes ; il n'en est pas de même lorsque l'appoint de lumière artificielle est faible.

de même que l'apparition tardive des fleurs semi-cleistogames et cleistogames ont lieu, chez ces plantes d'"ombre" comme chez les plantes de "lumière" .

3.1.3.- Le développement en jours courts

Les bourgeons axillaires des plantes maintenues en 8h. de lumière artificielle produisent des fleurs cleistogames solitaires 6 semaines après le premier semis (fig. 9). La première fleur à l'aisselle du petit cotylédon est souvent imparfaite (fig. 10) avec une corolle atrophiée mais avec du pollen dans les étamines et des ovules dans l'ovaire (fig. 11 A. B.). Ces premières fleurs anormales ne donnent jamais de fruits, pour la seule raison que les étamines ne viennent jamais au contact du stigmate. Une telle réduction d'une fleur cleistogame chez les Violettes a déjà été signalée par LECLERC du SABLON .

Puis, après un certain temps, le bourgeon terminal commence à croître et donne naissance à une inflorescence (fig. 12). Cette inflorescence porte deux ou trois, ou, très rarement, quatre fleurs dont nous avons étudié la structure (cf. p. 30). Ces plantes restent naines par blocage de la croissance végétative. Puis les bourgeons sériaux situés dans l'aisselle des deux cotylédons donnent naissance, à leur tour, soit à des fleurs solitaires, soit à de courtes cymes inflorescentielles (fig. 12). Finalement, chaque plante porte une feuille cotylédonnaire et une douzaine de fleurs cleistogames à corolle blanche réduite (fig. 13). La durée de vie de ces plantes n'excède pas 5 mois.

Le comportement de toutes les plantes maintenues en salle conditionnée de 8h. d'éclairement est identique, quelle que soit la date du semis (janvier ou avril-mai , etc ...) . Dans chaque cas, la première floraison a eu lieu 6 semaines après le semis.

La fécondité de ces plantes naines, néoténiques, à fleurs exclusivement cleistogames n'est pas négligeable. Chaque plante porte de 6 à 12 fruits dont la longueur varie entre 1 et 4,5 cm. Le nombre de graines contenues dans ces fruits est du même ordre que dans ceux formés par les fleurs cleistogames des inflorescences portées par les plantes élevées en jours longs.

*

*

*

En résumé, nos expériences ont révélé que l'éclairement influe, de manière essentielle, sur le développement.

En photopériodes longues (15h.) , la plante forme une tige érigée, celle-ci s'élevant, en pleine lumière, jusqu'à 1 m. à 1 m., 50 , à une moindre hauteur à l'ombre (de 80 à 90 cm., suivant l'intensité lumineuse). Les plantes élevées en photopériodes longues se comportent comme dans la nature, où les individus fleuris (fleurs chasmogames) sont plus ou moins hauts suivant l'éclairement de la station où ils vivent. En fait, S. nobilis est une plante d'ombre et les individus de grande taille, vivant au soleil, ne sont pas nombreux dans la nature.

En photopériodes courtes (8h.), les plantules se développent à peine. Elles subsistent, forment un nombre de fleurs fertiles non négligeables, toutes cleistogames, puis meurent prématurément.

3.2.- Quelques expériences

Nous avons recherché l'effet produit par des transferts en jours longs de plantes vivant en jours courts, et réciproquement.

3.2.1. Transferts de jours longs en jours courts

Toutes les plantes ont été semées à la même date (17/VIII/1969) en 15h. d'éclairement artificiel; puis certaines ont été transférées, le 10 février (5 mois après le semis), en salle conditionnée avec 8h. de lumière (lot 2), tandis que les autres (lot 1) sont restées constamment en 15h. de lumière.

Au moment du transfert, les plantes des deux lots ont atteint chacune le 6ème noeud et mesurent 30 cm. de hauteur

Nous avons commencé la première observation consécutive au transfert environ 7 mois après le semis (16 mars 1970) (fig. 14 A , plantes 1 et 2).

Lot 1 : le 10ème noeud est atteint sans floraison et les plantes mesurent ± 50 cm. de hauteur.

Lot 2 : d'abord marqué par une forte diminution de la production des nouvelles feuilles et l'allongement des tiges; la croissance végétative est d'abord arrêtée, pendant un temps de l'ordre d'1 mois; puis on observe une reprise très faible de la croissance végétative, après accoutumance aux jours courts. Ensuite (après 5 semaines environ) apparaissent des cymes inflorescentielles (fleurs cleistogames uniquement) dans les aisselles des feuilles du 7ème noeud. La croissance végétative est définitivement arrêtée quand le bourgeon terminal, lui aussi, un peu plus tard, se transforme en cyme. A ce moment la plante mesure 35 cm. de hauteur. Finalement, nous avons constaté la floraison (fleurs cleistogames) dans les aisselles des feuilles en dessous du 7ème noeud (fig. 14 B, plante 3).

Nous avons répété cette expérience avec des plantes d'âges différents : 1 mois, 2 mois, 3 mois, 8 mois, et 9 mois.

Les mêmes résultats ont été obtenus pour les trois premiers lots (1, 2 et 3 mois). Mais, pour le lot âgé de 8 mois, dans lequel les premières inflorescences de fleurs semi-cleistogames sont déjà sorties, celles-ci ont continué de se former, puis ont été suivies, par des fleurs cleistogames formées dans les deux aisselles supérieures. Enfin, le bourgeon terminal s'est éteint en produisant des cymes de fleurs exclusivement cleistogames.

Les plantes âgées de 9 mois portaient déjà des inflorescences de fleurs chasmogames et des fleurs semi-cleistogames. Toutes les corolles ouvertes des fleurs chasmogames se sont décollées et sont tombées tandis que les corolles des boutons floraux ont été entraînées par l'ovaire pendant sa transformation en fruit. Ces boutons floraux n'ont pas eu le temps de s'épanouir et leurs corolles persistent pendant quelque temps à l'apex du fruit (fig. 15). Puis les autres inflorescences nouvellement formées ont porté uniquement des fleurs cleistogames. Comme chez la plante âgée de 8 mois, le bourgeon terminal s'est transformé en cyme portant des fleurs cleistogames.

Cette expérience montre qu'une plante élevée en jours longs (15h. d'éclairement) cesse tout développement végétatif et produit des fleurs cleistogames dès qu'elle est soumise à un régime photopériodique de 8h.

3.2.2. Transferts de jours courts en jours longs

Notre dernière expérience nous a incité à en imaginer une autre afin de savoir si de nouvelles conditions de photopériodisme (15h.) peuvent influencer le développement d'une plantule semée et élevée (pour des périodes variables) en jours courts (8h.).

La germination des graines dans un semis est quasi simultanée, on peut donc considérer que les plantules qui en sont issues sont toutes du même âge.

Nous répartissons les plantules en 30 lots de 8 individus , et lorsque les plantules sont âgées de 5 jours, nous transférons 1 lot, du régime photopériodique court (8h.) au régime photopériodique long (15h.). L'opération est continuée tous les jours jusqu'à ce que tous les lots soient passés des jours courts aux jours longs.

Ainsi, au moment de leur passage en photopériode de 15h., les plantules sont âgées successivement de 5, 6, 7, 8, 34 jours.

Nous présentons nos résultats dans le tableau suivant, dans lequel nous avons groupé les 30 lots en 6 classes .

Ce Tableau met en évidence deux faits, l'un concerne l'appareil végétatif, l'autre la floraison cleistogame. L'édification de l'appareil végétatif est perturbée (avortement du bourgeon de l'axe principal) même pour des plantules qui n'ont subi que 5 à 7 jours de photopériode courte. Si l'action des jours courts (8h.) se prolonge pendant 32 jours, la plante, à tous ses stades de développement, est semblable à celles élevées constamment dans ces conditions.

Pour induire, irréversiblement, la production de fleurs cleistogames fertiles, 11 jours courts sont suffisants. Avec un traitement d'une durée plus réduite (8 à 10 jours), les fleurs se forment, mais tombent avant d'avoir fructifié.

Ainsi donc, il suffit qu'une plante de Streptocarpus nobilis soit soumise pendant seulement $11/180$ (~~$10/180$~~) de la durée de vie à une photopériode courte pour que la floraison cleistogame devienne irréversible (Fig. 17).

3.3.- Le développement de quelques espèces acaulescentes

Les espèces appartenant au sous-genre Streptocarpus présentent une ressemblance certaine avec les formes de Streptocarpus nobilis (sous-genre Streptocarpella) élevées en jours courts.

Il est donc particulièrement intéressant d'étudier le comportement de quatre espèces acaules de Streptocarpus : S. wendlandii Sprenger ; S. grandis N.E. Brown ; S. polyanthus Hook et S. rexi (Hook.) Lindl. cultivées dans les serres de l' Institut Botanique d'Orsay .

Les premières étapes de la germination de ces quatre espèces sont analogues à celles de S. nobilis, espèce caulescente : chaque graine donne, en germant, une plantule à deux cotylédons égaux. Puis un de ceux-ci continue de grandir tandis que l'autre arrête sa croissance, se dessèche et disparaît en un mois environ. Mais ces quatre espèces sont acaules car le méristème végétatif terminal intercotylédonaire avorte très tôt sans produire d'épicotyle.

Chez S. wendlandii (Fig. 18 A) et S. grandis (Unifoliati), le grand cotylédon atteint des dimensions considérables (jusqu'à 1 m. de longueur et 0,70 m. de largeur) et persiste pendant toute la vie de la plante. L'appareil assimilateur est donc constitué par un seul cotylédon géant, un court hypocotyle et, à la base de celui-ci, un système de racines fasciculées.

Après 8 ou 9 mois, plusieurs inflorescences apparaissent à partir de bourgeons sériaux formés à la base de la nervure principale du cotylédon.

Chez S. grandis, ces inflorescences apparaissent en succession rapide : une plante âgée d'un an environ porte de 3 à 5 inflorescences dont chacune porte de 25 à 70 fleurs blanches.

Chez S. wendlandii (Fig. 18 B), les inflorescences moins nombreuses, se succèdent plus lentement et portent de 20 à 25 fleurs par pédoncule .

Chez les deux espèces ces fleurs produisent des capsules à valves tordues contenant de très nombreuses graines minuscules.

S. grandis et S. wendlandii sont monocarpiques, c'est-à-dire qu'ils fructifient et meurent quatorze à quinze mois après la germination.

S. polyanthus (Fig. 19 A), appartenant aussi à la section Unifoliati, reste pendant un an avec sa seule feuille cotylédonaire. Puis, après la formation d'une seule inflorescence axillaire, deux, trois et même quatre feuilles se forment à l'apex de l'hypocotyle ; à l'aisselle de chacune de ces feuilles, successivement, apparaît une inflorescence axillaire portant une vingtaine de fleurs d'un mauve pâle. La durée de la floraison est de l'ordre d'un an et le cycle s'achève ainsi en deux ans.

Chez S. rexii (Rosulati (Fig. 19 B), des feuilles apparaissent aussitôt après les cotylédons ; un court rhizome se forme, produisant continuellement des feuilles à son extrémité et des racines adventives dans sa région ventrale. Puis des fleurs solitaires longuement pédicellées se succèdent à partir de bourgeons sériaux axillaires, à l'aisselle de toutes les feuilles. Le cotylédon meurt d'abord, après fructification de ses fleurs axillaires; ensuite les autres feuilles meurent, l'une après l'autre, après fructification de leurs fleurs axillaires. Cependant, de nouvelles feuilles se forment continuellement à l'apex du rhizome et la plante peut vivre, en serre, pendant plus de deux ans et, dans la nature, probablement, pendant beaucoup plus longtemps.

Ainsi, parmi ces quatre espèces de Streptocarpus acaulescents, deux (S. grandis et S. wendlandii) sont unifoliées, à cycle court et monocarpique, tandis que S. rexii, pérenne et polycarpique, produit de nombreuses feuilles

S. polyanthus, avec un cotylédon florifère, auquel succèdent, en nombre limité d'autres feuilles, également florifères, est aussi polycarpique en ce sens que, chez cette espèce, comme chez S. rexii, plusieurs feuilles se succèdent en assurant le relais de la floraison. Cependant, le nombre des feuilles formées par S. polyanthus est limité, tandis qu'il est indéfini chez S. rexii. Entre les sections unifoliati et rosulati existent donc, au moins du point de vue du type biologique, des intermédiaires .

3.4. - L'étude comparée des 3 types de fleurs chez S. nobilis

On sait qu'elles sont de plusieurs sortes : chasmogames, cleistogames, et d'un type intermédiaire, c'est-à-dire ~~semi~~ semi-cleistogames, à corolle violacée ou blanche .

3.4.1. Les fleurs chasmogames (Fig. 20)

Elles sont très décoratives; comme l'a écrit LAWRENCE, S. nobilis est " indeed, a noble plant " .

Chaque fleur est longue, non de 18 mm. (cf. p.8), mais de 35 à 40 mm.

Le calice est formé de 5 sépales verts, linéaires, pubérulents à l'extérieur. Chacun mesure de 4 à 4,5 mm. de longueur.

La corolle, d'un violet pourpre sombre, zygomorphe, comprend une partie inférieure en forme de capuchon évasé, et une partie supérieure formant une bordure composée de 5 lobes. Elle est pubérulente extérieurement, glabre intérieurement, et tombe un ou deux jours après son éclosion.

L'androcée comprend deux étamines fertiles insérées sur la face interne de la corolle. Les filets sont marqués par un épaississement noduleux

situé vers leur tiers inférieur et sont recourbés vers l'intérieur de telle sorte que les anthères, étroitement en contact, soient plus ou moins soudées comme dans les fleurs de Viola (V. riviniana : WEST, 1930). Chaque anthère, quadriloculaire, réniforme, contient un pollen blanc de neige. Deux ou trois staminodes violets, inégaux, en forme d'apophyses plus ou moins allongées, sont insérés aussi sous la face interne de la corolle.

Le pistil, vert à la base, est rougeâtre au sommet. L'ovaire, supère, fusiforme, est uniloculaire à placentation pariétale, et contient un nombre très élevé d'ovules. Le style, assez long, porte un stigmate en forme de bouton, coloré en pourpre vif. Un disque nectarifère annulaire, d'un jaune vif, entoure la base de l'ovaire.

Ces fleurs chasmogames, contrairement à celles des violettes, sont parfaitement fertiles.

3.4.2. Les fleurs cleistogames

Leur morphologie est particulièrement intéressante.

On constate, chez Streptocarpus nobilis, que la fleur cleistogame a subi toute une série de réduction de ses pièces florales.

Le calice, visible à l'extérieur de la fleur, est composé de cinq petits sépales verts. La corolle, réduite et blanche, presque actinomorphe, englobe entièrement le reste de la fleur : elle est arrachée du réceptacle par le fruit en voie d'allongement, au sommet duquel elle subsiste comme un capuchon (Fig. 21).

Les deux étamines, très réduites, antérieures par rapport aux deux ou trois staminodes, renferment chacune quatre sacs polliniques environ cinq fois moins volumineux que ceux des fleurs chasmogames. Inclinaison l'une

vers l'autre, elles forment une sorte de toit au dessus du style et du stigmate (Fig. 22).

Le style est très recourbé, de telle manière que le stigmate est en contact avec les anthères. L'ovaire est supère et uniloculaire à placentation pariétale. Le disque fait défaut. Ces fleurs sont fertiles et produisent des graines après fécondation.

Il faut souligner, cependant, que toutes les fleurs cleistogames ne sont pas construites sur un plan fixe. D'autres types de fleurs cleistogames peuvent être occasionnellement observées.

Certaines ressemblent aux fleurs cleistogames décrites ci-dessus sauf que la corolle blanche est beaucoup plus longue ; ouverte au sommet, elle permet au style de sortir. Le long style est recourbé de telle manière que le stigmate reste en contact avec les deux anthères, (Fig. 23 a).

D'autres fleurs (Fig. 23 b) signalées, pour la première fois, par HILL en 1940, ont un style droit. Le stigmate n'entre jamais en contact avec les anthères et l'ovaire ne se transforme pas en fruit.

3.4.3. Les fleurs semi-cleistogames

Comme chez Viola odorata, les fleurs semi-cleistogames de Streptocarpus nobilis (Fig. 24) présentent tous les intermédiaires entre les principaux types de fleurs chasmogames et cleistogames. Ces fleurs apparaissent, au cours du cycle, soit dans les inflorescences du 12ème noeud (cf. p. 16) avant les fleurs chasmogames, soit dans les inflorescences du 16ème noeud (cf. p. 16) après les fleurs chasmogames mais avant les fleurs cleistogames .

Le calice est composé aussi de 5 sépales tandis que la corolle reste toujours fermée comme dans les fleurs cleistogames. Nous avons remarqué deux types de fleurs semi-cleistogames, suivant que la corolle est d'un blanc à peine teinté de violet (type I), ou d'un violet pourpre intense (type II), comme chez les fleurs chasmogames (Fig. 25).

Dans les fleurs dont les corolles sont plus ou moins blanches, les deux anthères sont construites comme chez les fleurs cleistogames tandis que, dans l'autre type de fleurs semi-cleistogames, les anthères ressemblent à celles des fleurs chasmogames. Deux ou trois staminodes existent aussi dans chaque fleur semi-cleistogame.

Le style est, dans les deux types de fleurs, beaucoup moins recourbé que chez les fleurs cleistogames; cependant, le stigmate se trouve situé au voisinage immédiat des deux anthères antérieures.

L'ovaire est supère à placentation pariétale; sa base est entourée d'un disque nectarifère comme dans une fleur chasmogame; mais la pigmentation jaune de ce disque, bien visible chez les fleurs chasmogames, fait défaut. Ces fleurs sont pourtant fertiles et donnent naissance à des capsules remplies de graines.

3.5.- La structure des inflorescences

Les différents régimes photopériodiques affectent, non seulement les structures florales mais aussi les structures inflorescentielles, puisque en photopériode de 15 h. les fleurs chasmogames sont associées en ensembles multiflores très ramifiés, et en photopériode de 8h. , les fleurs cleistogames sont réunies en inflorescences pauciflores (3 à 4 fleurs), peu ramifiées, ou sont même isolées.

Ces organisations différentes correspondent-elles à la même structure inflorescentielle plus ou moins régressée, ou au contraire, à des structures différentes ?

Les petites inflorescences de fleurs cleistogames (Fig. 26 A) peuvent être facilement interprétées comme des cymes unipares scorpioïdes, d'après l'ordre l'apparition des fleurs.

En effet (Fig. 26 B) α_1 sert de bractée à la fleur d'ordre 2 tandis que la fleur d'ordre 3 est à l'aisselle de la préfeuille α_2 . A la base du pédoncule de la fleur d'ordre 3, on peut observer un léger renflement qui correspond très certainement à la préfeuille α_3 , ne se développant plus de cet axe floral. Rarement, une quatrième fleur se forme à l'aisselle du renflement α_3 .

Nous pensons que les fleurs isolées sont des cymes très régressées et devenues uniflores.

Les fleurs chasmogames, parfois associées à des fleurs semicleistogames et à des fleurs cleistogames, qui apparaissent sur un pied adulte cultivé en jours longs (15 h. de lumière), sont portées sur des inflorescences dont l'organisation est plus complexe (Fig. 27). En effet, si au premier examen, l'ensemble paraît correspondre à une cyme bipare, une analyse plus attentive de la partie inférieure de l'inflorescence conduit à constater que cette interprétation ne permet pas de rendre compte de manière satisfaisante de la totalité des structures observées. Dans cette zone, à chaque niveau de ramification, au lieu d'une seule fleur comme dans le schéma classique de la cyme bipare, existent deux fleurs dont les pédoncules sont insérés dans la fourche définie par les deux axes situés à l'aisselle des petites bractées $\alpha_2 \beta_1$, $\alpha_4 \beta_3$, etc ... Ces deux fleurs sont extra-axillaires.

Leurs pédoncules n'ont pas la même taille et ne forment pas le même angle avec l'axe émetteur. Le pédoncule le plus court forme approximativement un angle droit avec l'axe inflorescentiel, le plus long un angle très obtus. De plus, on peut observer un léger renflement à la base de l'axe le plus long. Or nous avons indiqué, à propos de l'inflorescence de fleurs cleistogames, qu'un tel renflement correspondait à une préfeuille plus ou moins avortée. En outre, l'inflorescence des fleurs cleistogames correspond à une cyme scorpioïde.

Ces différents éléments nous ont conduit à proposer l'interprétation suivante (fig. 28). Un axe, d'ordre 1, se termine par une fleur. A l'aisselle de sa préfeuille, que nous appelons β_1 pour des raisons d'homogénéité de nomenclature avec les autres niveaux naît un axe d'ordre 2, terminé par une fleur. Celui-ci porte à sa base une écaille α_2 à l'aisselle de laquelle se forme un axe d'ordre 3 terminé par une fleur. Cet axe d'ordre 3 présente à sa base un léger renflement qui peut être interprété comme la préfeuille α_3 avortée. A l'aisselle de ce rudiment apparaît une fleur unique qui correspond à un axe d'ordre 4 .

Ce schéma se répète à l'aisselle de la préfeuille β_2 de l'axe d'ordre 2 et de β_3 sur l'axe d'ordre 3, parfois à l'aisselle de β_{4_2} de l'axe 4₂ . Dans les ramifications inflorescentielles plus élevées de la fleur correspondant à l'axe 4 du premier niveau ne se développe plus. A ce stade, l'inflorescence simule parfaitement une cyme bipare, favorisée à l'aisselle d'une préfeuille.

Cette interprétation a malheureusement contre elle sa complexité et le fait de ne correspondre à aucune structure inflorescentielle connue.

C'est pourquoi, tenant compte de la présence de bourgeons sériaux chez Streptocarpus nobilis, nous n'avons pas cru devoir écarter une autre interprétation possible.

L'inflorescence (Fig. 29) serait une simple cyme bipare légèrement favorisée à l'aisselle d'une préfeuille. Dans la partie inférieure, les deux fleurs extra-axillaires, présentes à chaque ramification, correspondraient à deux bourgeons sériaux, dont l'un serait régulièrement entraîné par l'élongation de la partie caulinaire située au dessous des préfeuilles. Ce bourgeon sérial supplémentaire se formerait au niveau inférieur et aussi sur quelques ramifications favorisées plus élevées.

Quoi qu'il en soit, en l'état actuel, le choix est difficile entre ces deux interprétations. Toutefois chez les plantes poussant en jours courts et formant des fleurs cleistogames, l'inflorescence, très simple, est explicable par une interprétation du type proposé en premier lieu pour les inflorescences plus complexes développées en jours longs. Cette similitude nous inciterait donc plutôt à adopter cette interprétation générale qui permet de rendre compte de toutes les organisations inflorescentielles observées chez cette espèce, encore que la seconde, appliquée aux inflorescences à fleurs chasmogames, ou à fleurs chasmogames associées à des fleurs semi-cleistogames et cleistogames ait pour elle l'intérêt de la simplicité.

Seule une analyse ontogénique précise permettrait de connaître l'ordre d'apparition des fleurs et les relations initiales existant entre les différents organes insérés au niveau d'une ramification, voire d'être amené à proposer une nouvelle interprétation.

3.6.- L'étude cytologique des fleurs

Elle comprend trois parties :

La première partie est l'étude du développement des grains de pollen depuis les cellules-mères.

Dans la deuxième partie, nous examinerons les modalités de la formation du sac embryonnaire et de l'ovule.

La troisième partie décrit les mécanismes de la pollinisation et de la fécondation dans les trois types de fleurs.

3.6.1.- Le pollen

Chaque anthère contient 4 sacs polliniques. Une coupe transversale dans un sac pollinique, dont tous les éléments sont formés (Fig. 30 et 31), montre, de l'extérieur vers l'intérieur : l'épiderme composé d'une seule couche de cellules , la paroi du sac (2 ou 3 couches cellulaires) qui ne différencie jamais d'assise mécanique, l'assise nourricière ou tapis, dont les cellules, initialement uninucléées, deviennent plus tard multinucléées avant d'être résorbées par les cellules-mères qui occupent la partie centrale du sac.

Nous décrirons, pour les trois types de fleurs, l'évolution des grains de pollen, puis les grains de pollen mûrs, et, enfin nous exposerons nos résultats des essais de germination sur un milieu artificiel.

3.6.1.1. De la cellule-mère au grain de pollen

Dans les 3 types floraux, les cellules-mères (fig. 30 A, B ; 31 A, B) sont banales, massives, avec un cytoplasme très dense, sans vacuole, un noyau volumineux qui contient un gros nucléole.

Mais le tissu sporogène ne présente pas partout le même dévelop-

pement : un sac pollinique de fleur chasmogame (fig. 30 A) renferme plusieurs centaines de cellules-mères, celui d'une fleur cleistogame (fig. 30 B) n'en contient qu'une vingtaine, et celui d'une fleur semi-cleistogame (fig. 31, A, B,) entre 50 et 100 .

La méiose est synchrone pour toutes les cellules-mères d'un sac pollinique, et son déroulement est classique dans tous les types floraux (fig. 32 A-D).

Le noyau se divise une première fois, les noyaux-fils restent dans un cytoplasme commun, et ce n'est que lorsqu'une nouvelle bipartition des noyaux-fils produira 4 noyaux, disposés selon le mode tétraédrique, que se formeront les cloisons séparant les microspores. Le cloisonnement est donc simultané (fig. 33 A, B).

Les tétrades, ainsi formées, se dissocient (fig. 34 A, B), puis le noyau des microspores subit une mitose, suivie de la cytokinèse de la cellule qui sépare une cellule végétative occupant la quasi totalité du volume du grain de pollen, et une cellule génératrice, fusiforme et de taille réduite (Fig. 35).

Pendant la maturation du pollen, le cytoplasme de la cellule végétative accumule une grande quantité de réserves amylacées que le réactif de Lugol colore en brun acajou.

Dès ce stade, dans les sacs polliniques des 3 types floraux, un très faible pourcentage (moins de 5%) des grains de pollen montrent un contenu cytoplasmique très vacuolisé. Ces grains finissent par mourir, et être réduits à une membrane vide et plissée (fig. 36). Nous n'avons pas trouvé d'explication à ce phénomène, d'importance réduite, mais toujours présent.

3.6.1.2. Les grains de pollen mûrs

Les anthères déhiscentes d'une fleur chasmogame laissent échapper une poussière pollinique blanche, composée d'une multitude de minuscules grains (24 μ sur 16 μ). Chaque grain est ovale, tricolporé et recouvert d'une exine finement ornementée (fig. 35). Il contient une cellule génératrice allongée et les réserves amylacées, si abondantes pendant la maturation ont disparu.

L'existence d'amidon transitoire, pendant la maturation, avait déjà été signalée par ANOMA dans les grains de pollen des Composées, et DEXHEIMER dans ceux d'un plus grand nombre de familles et plus spécialement dans deux espèces de la famille des Gesnériacées (Streptocarpus caulescens et Aeschynanthus pulchra).

Dans les fleurs cleistogames, les anthères ne sont jamais déhiscentes, et il est beaucoup plus délicat d'apprécier le degré de maturation du pollen. Toutefois nous admettrons que les grains de pollen sont "mûrs" lorsqu'ils germent dans le sac pollinique (cf. p.40).

A ce stade, ainsi qu'à tous les stades précédents, les réserves amylacées sont abondantes, contrairement à celles des grains de pollen des fleurs chasmogames où elles n'ont qu'une existence transitoire.

La taille, la forme et l'ornementation des grains de pollen des fleurs cleistogames et semi-cleistogames ne diffèrent pas de celles décrites pour les grains des fleurs chasmogames.

3.6.1.3. Les essais de germination.

Nous avons essayé de cultiver sur un milieu artificiel les grains de pollen des 3 formes de fleurs.

La culture des grains de pollen des fleurs chasmogames ne présente aucune difficulté et environ 45 minutes après le début de l'expérience, les grains, très turgescents, émettent par un de leurs pores un tube pollinique. Le tube, de calibre constant, s'allonge rapidement et son cytoplasme est brassé par de vigoureux mouvements de cyclose (Fig. 37).

Au contraire, nous n'avons jamais obtenu la germination des grains de pollen des fleurs cleistogames bien que nous les ayons prélevés dans des fleurs à divers stades de développement.

Le pollen récolté dans des fleurs semi-cleistogames de type I (cf. p. 29) ne germe pas, celui récolté dans les fleurs semi-cleistogames de type II (cf. p. 29) germe facilement et se comporte donc comme celui des fleurs chasmogames.

De cette étude, nous retiendrons quelques faits importants :

- Le petit nombre des cellules-mères dans les fleurs cleistogames.;
- La persistance des réserves amylacées dans les grains de pollen des mêmes fleurs.
- Le comportement très différent sur un milieu artificiel des grains de pollen selon leur origine (fleur chasmo- ou cleistogame).
- Enfin, tous nos résultats concernant les fleurs semi-cleistogames (nombre des cellules-mères, grains de pollen, aptitude à la germination sur un milieu artificiel) confirment la position intermédiaire ou l'étude morphologique (cf. p. 28) les avait déjà placées.

3.6.2.- L'ovule et le sac embryonnaire

Nous étudierons successivement l'ovule et le sac embryonnaire en cours de formation, puis mûrs.

3.6.2.1. La formation de l'ovule et du sac embryonnaire

Les images de la méiose, de la construction du sac embryonnaire et de l'ovule sont les mêmes dans les 3 formes de fleurs.

.../

Le premier stade que nous avons étudié correspond à des ébauches ovulaires très petites (environ 11,25 μ). Il s'observe dans les ovaires des fleurs chasmogames de 5 mm , dans ceux des fleurs cleistogames de 2,5 mm et dans ceux des fleurs semi-cleistogames de 3 à 4 mm .

Le nucelle est réduit à quelques cellules (ovule ténuinucellé). L'une d'entre-elles, située au pôle micropylaire, sous la couche cellulaire superficielle, s'est différenciée en cellule archésporiale (archéspore dite "sous épidermique") qui, comme chez toutes les Gamopétales ⁽¹⁾ s'est transformée immédiatement en cellule-mère du sac embryonnaire (fig. 38 A, B).

C'est, par rapport à l'ébauche ovulaire qui la contient, une très grosse cellule, puisque sa longueur représente les 5/6 de celle de l'ovule. Elle est allongée (5fois plus longue que large); son cytoplasme est très dense et chromophile, son volumineux noyau est localisé au pôle micropylaire.

A ce stade juvénile, l'unique tégument ovulaire, incomplet, n'entoure qu'imparfaitement la masse nucellaire et la cellule-mère (fig. 38) qui font largement saillie hors de l'ovule.

Au stade suivant, la cellule-mère entre en méiose (Fig. 39 A). Il se forme d'abord une diade dont les deux éléments sont très inégaux puisque celui du pôle chalazien est 4 fois plus ^{grand} ~~petit~~ que l'autre (fig. 39 B). Puis, à la suite de la mitose homéotypique, les 4 macrospores sont disposées en tétrade linéaire. Elles sont très inégales, la macrospore chalazienne, 4 fois plus longue que large, occupant un volume plus important que les 3 autres réunies (fig. 39 C). Ces 3 macrospores dégénèrent rapidement et ne persistent plus, au pôle micropylaire, qu'à l'état d'amas sans structure reconnaissable (Fig. 40).

.../

(1) Nous rappelons que dans presque tous les autres groupes d'Angiospermes, la cellule de l'archéspore se divise pour former, d'une part, la cellule pariétale qui dégénère, et d'autre part la cellule sporogène (cellule-mère du sac embryonnaire).

Dès le début de la méiose (fig. 39 A), la masse nucellaire se détruit, puis disparaît. La tétrade de macrospores est alors en contact avec les assises internes du tégument ovulaire (fig. 39 C). Ce dernier est au contraire le siège de nombreuses mitoses (fig. 39 A et B), et lorsque la méiose est achevée, ses bords se sont rejoints, ne laissant qu'un étroit canal micropylaire (fig. 39 C).

Enfin, la macrospore chalazienne se transforme en sac embryonnaire. Dans un premier temps, elle s'accroît et son cytoplasme se vacuolise (fig. 40). Puis son noyau se divise et les noyaux-fils migrent au centre du futur sac maintenant très allongé (7 fois plus long que large, fig. 41). Les noyaux-fils, à leur tour, subissent une bipartition , 2 des noyaux migrent au pôle micropylaire, les 2 autres au pôle chalazien. Ils sont séparés par une grande vacuole centrale (fig. 42). Une nouvelle caryocinèse édifie un cénocyte de 8 noyaux.

Pendant ces diverses phases, le sac embryonnaire s'est allongé, et il est maintenant 10 fois plus long que large. Pour qu'il soit achevé, il suffit que les 2 synergides, l'oosphère et les 3 antipodes s'isolent.

3.6.2.2. L'ovule et le sac embryonnaire achevés

Les ovules mûrs sont enfermés dans des ovaires, dont les dimensions varient beaucoup suivant les types floraux. Ainsi, chez les fleurs chasmogames, ils mesurent 7 mm, chez les fleurs cleistogames, ils n'ont que 3 mm de long. Pour les fleurs semi-cleistogames de type I cette valeur est de 4,0 mm et pour celles de type II, 5 mm.

L'ovule abrite un sac embryonnaire très allongé (12 fois plus long que large), dilaté du côté micropylaire et très étroit au pôle chalazien (fig. 43). Le nucelle a disparu (cf. p. 38) et le sac est en contact avec le tégument ovulaire dont les cellules les plus internes sont lysées (tapis tégumentaire). Il comprend les 2 synergides très allongées, engagées dans le canal micropylaire et saillant légèrement à l'extérieur (fig. 44), l'oosphère très grosse, pyriforme et logée à la base des deux synergides (fig. 43), les 3 antipodes,

.../

de taille réduite et au centre les 2 noyaux polaires qui ne sont jamais fusionnés (fig. 43).

Le sac embryonnaire est donc classique, monosporé à 8 noyaux ; il correspond au type Polygonum .

3.6.3.- La pollinisation et la fécondation

La construction et la biologie d'une fleur chasmogame sont totalement différentes de celles des fleurs cleistogames ou semi-cleistogames. Aussi, avant de décrire les images de fécondation, il était indispensable d'étudier les modalités de la pollinisation dans les diverses formes de fleurs.

3.6.3.1. La pollinisation

Fleurs chasmogames

HILLIARD a signalé chez un autre Streptocarpus (S. fanniniae) que la pollinisation est entomogame et que le vecteur du pollen est un Diptère Psilodera natalensis Schlinger .

L'entomophilie doit aussi être la règle dans l'espèce que nous étudions, ainsi qu'un certain nombre de caractères floraux le laissent supposer : la corolle est colorée en violet et largement ouverte, un disque nectarifère annulaire entoure la base de l'ovaire, l'autopollinisation est impossible car les anthères ne sont jamais en contact, ni même à proximité des stigmates.

Toutefois, nous avons observé, dans les serres, que lorsque la corolle tombe, deux jours après son épanouissement, les anthères qui contiennent encore quelques grains de pollen, entrent en contact avec le stigmate permettant ainsi l'autopollinisation.

Mais nous ne pouvons affirmer que ce mécanisme accidentel remarqué dans des conditions de culture artificielles existe réellement dans la nature.

Fleurs cleistogames

Dans ces fleurs, les sacs polliniques supérieurs (cf. p. 28) sont constamment en contact avec le stigmate. Lorsque la fleur mesure environ 4mm les grains de pollen contenus dans ces sacs sont "mûrs" et émettent des tubes polliniques qui traversent la paroi de l'anthère (fig. 45 A, B) en direction du stigmate. Ensuite, le faisceau de tubes polliniques pénètre dans les tissus stigmatiques, puis stylaires (fig. 45 C).

Au contraire, les grains de pollen enfermés dans les sacs polliniques inférieurs, sans contact avec les stigmates, meurent sans avoir germé (Fig. 45 A) . Le stigmate semble donc diffuser, à travers la paroi de l'anthère, une substance indispensable à la germination. Cette hypothèse est confirmée par deux faits :

- nous n'avons jamais obtenu, sur milieu artificiel, la germination des grains de pollen des fleurs cleistogames (cf. p.36) ;

- dans les fleurs cleistogames à style droit (cf. p 28) , où les anthères ne touchent pas le stigmate, les grains de pollen dégénèrent dans les sacs polliniques (fig. 46).

Fleurs semi-cleistogames

Dans toutes les fleurs, les anthères et le stigmate se touchent mais les modalités de la pollinisation varient selon le type floral. Pour les fleurs dont la construction est encore proche de celle des fleurs cleistogames, la pollinisation est semblable à celle décrite pour ces dernières ; pour l'autre type de fleurs (type II), les anthères s'ouvrent et libèrent le pollen contre la surface stigmatique.

Ce dernier mode de pollinisation représente un fonctionnement intermédiaire entre celui décrit pour les fleurs chasmogames, et l'autopollinisation obligatoire des fleurs cleistogames.

Ainsi, Streptocarpus nobilis produit des fleurs autogames (cleistogames et semi-cleistogames) et des fleurs allogames (chasmogames).

3.6.3.2. La fécondation

Nous avons observé les mêmes images de fécondation dans les 3 types de fleurs.

Les tubes polliniques pénètrent dans les tissus conducteurs du style, puis de l'ovaire jusqu'aux ovules où ils entrent par le micropyle (porogamie) (fig. 47, A.B.)

L'entrée du tube pollinique dans l'ovule est accompagnée de modifications importantes du sac embryonnaire : les antipodes dégènèrent et disparaissent, les noyaux polaires migrent vers le pôle micropylaire puis fusionnent , une des synergides meurt et, la place laissée libre sert de voie de passage au tube pollinique (fig. 48 - 50).

Lorsqu'il atteint l'oosphère, son extrémité se renfle, puis se rompt (fig. 51) libérant les 2 noyaux spermatiques allongés et très chromatiques. L'un des noyaux s'unit au noyau de l'oosphère (fig. 52), l'autre au noyau secondaire diploïde de l'albumen.

A la suite de la double fécondation de type tout à fait classique, l'embryon et l'albumen se formeront et nous décrirons dans le chapitre suivant leur développement.

3.7.- Embryogénèse

Nous décrirons successivement la formation de l'albumen puis celle de l'embryon.

3.7.I. Formation de l'albumen

Le noyau triploïde, issu de l'union du noyau secondaire de

l'albumen et d'un gamète mâle , se divise peu de temps après sa formation.

Le premier cloisonnement de l'albumen est transversal. Il isole une petite cellule chalazienne (cc , fig. 53 A, 54) et une grande cellule micropylaire (cm , fig. 53 A, 54 A). L'avenir de la cellule chalazienne est très limité ; en effet, après une division nucléaire sans cytodierèse, il se forme un élément binuclé (fig. 54 C) qui ne présentera plus de caryocinèse et finira par être écrasé par le développement des autres parties de l'albumen qui dérivent de la cellule micropylaire.

Dans un premier temps, la cellule micropylaire se divise longitudinalement (fig. 53 B, 54 B), puis les cellules-filles se segmentent transversalement, réalisant ainsi 2 étages cellulaires : l'étage micropylaire (em, fig. 53 C, 54 C) et l'étage intermédiaire (ei, fig. 53 C, 54 C).

Les cellules de l'étage micropylaire sont à l'origine d'un haustorium bien individualisé, profondément enfoncé dans le canal du micropyle (hm, fig. 54 D). Au contact du suçoir, les cellules tégumentaires sont lysées, et plus tard, le tégument dans cette zone sera réduit à une seule couche de cellules.

L'étage intermédiaire édifie l'albumen proprement dit. Il comprend d'abord de grandes cellules allongées (fig. 55 A) très vacuolisées. Puis, il apparaît dans la région pariétale, à la suite d'une intense activité mitotique, une enveloppe de cellules beaucoup plus petites et dont le cytoplasme dense accumule les réserves (fig. 55 B).

L'albumen achevé comprend donc trois parties : un haustorium intramicropylaire, une région centrale de grandes cellules vacuolisées, une enveloppe périphérique de petites cellules.

3.7.2. Formation de l'embryon

L'oeuf, par segmentation transversale donne deux cellules superposées (fig. 56 A) : la cellule apicale (ca) et la cellule basale (cb).

Chaque cellule se divise à son tour, l'apicale, longitudinalement, la basale, transversalement séparant la cellule intermédiaire (m) de la cellule inférieure (ci). L'embryon est alors quadricellulaire (tétrade en T).

Ensuite, les deux éléments supérieurs issus de la cellule apicale subissent un cloisonnement vertical, orienté perpendiculairement au premier (q, fig. 56 C, 57 A, B). Une nouvelle ^{division} transversale formera une masse subsphérique de 8 cellules (octants), réparties en 2 étages de 4 (l et l', fig. 56 D). Enfin dans chaque octant, une cloison tangentielle en verre de montre isolera une cellule interne et une cellule externe (dermatogène) (de, fig. 56 E, 57 C); la cellule interne, après la formation de nouvelles parois verticales, donne naissance aux initiales de deux autres histogènes (périblème et plérome) (pe, pl, fig. 56 G, 57 C)

Le devenir de chaque partie de l'embryon est alors fixé : les cellules issues des 4 octants supérieurs donneront les cotylédons (cot, fig. 56 G) et l'épicotyle ; celles issues des 4 octants inférieurs, la tige hypocotylée et le cylindre central de la racine. Quant aux cellules dérivant de la cellule basale, elles produiront les initiales de l'écorce de la racine (iec, fig. 56 F, 57 D), le primordium de la coiffe (co, fig. 56 F, 57 D) et le suspenseur (j, o, f, fig. 56 E, F ; 57 C, D).

Un tel mode de construction de l'embryon correspond au sous archétype du Capsella bursa-pastoris défini par SOUEGES.

La suite du développement est marquée par la formation d'un embryon, d'abord muriforme puis cordé lorsque les cotylédons s'individualisent (fig. 56 h 57 E), et par l'allongement considérable du suspenseur qui enfonce l'embryon au sein de l'albumen (fig. 58). Il est d'ailleurs remarquable qu'au fur et à mesure de la croissance de l'embryon les grandes cellules centrales (cf. p. 42) soient lysées et résorbées.

3.7.3. Graine et fruit mûrs

Le sac embryonnaire fécondé est protégé par un tégument différencié en une assise externe , une couche moyenne et une assise interne , interrompu au niveau du micropyle et formé de grande cellules orientées perpendiculairement à la surface.

Parallèlement au développement de l'embryon, ces strates vont se spécialiser. La graine mûre est protégée par un tégument séminal comprenant une couche externe de petites cellules papilleuses remplies de tannins (les papilles font défaut au pôle micropylaire et chalazien), une enveloppe interne de cellules vides et par endroit énormes. Les cellules de la couche moyenne, complètement laminées ont disparu (fig. 59 ; 60).

Dans la graine presque mûre, l'embryon droit occupe la plus grande partie du volume limité par le tégument, mais il est encore enrobé dans une mince enveloppe d'un albumen riche en amidon, dérivant de l'assise périphérique de petites cellules (fig. 59 ; 60). Toutefois, en raison des difficultés de fixation et d'inclusion, nous n'avons pu observer des graines mûres , et préciser si tout l'albumen est digéré.

En même temps que les graines se forment, le jeune fruit capsulaire s'allonge rapidement. Les valves se tordent aussitôt et chaque fruit formé à partir d'une fleur cleistogame ou semi-cleistogame (type I) porte, à son apex, sa corolle desséchée.

Lorsque le fruit est mûr, les graines sont éjectées par les 2 fentes spiralées de la capsule.

Après avoir présenté nos expériences et nos observations, il nous reste à en dégager des enseignements. A cet effet, nous proposerons des interprétations et des confrontations avec les résultats des recherches de nos devanciers. Nous tenterons d'abord de comprendre le développement de la plante dans des conditions d'éclairements différents; puis nous comparerons les processus de la reproduction sexuée chez Streptocarpus nobilis et d'autres Gesnériacées.

4.1.- Le développement

Nous avons situé Streptocarpus nobilis dans la série des quelque 80 espèces, toutes africaines et malgaches, qui constituent le genre. En Afrique orientale, en Afrique du Sud et à Madagascar, où ce genre est abondamment présenté, coexistent des espèces caulescentes (tige érigée portant des feuilles opposées) et des espèces acaulescentes; parmi celles-ci, certaines forment des feuilles disposées en rosette, tandis que d'autres sont néoténiques, leur appareil chlorophyllien est exclusivement constitué par la plus grande des deux feuilles cotylédonaire⁽¹⁾ exagérément développée et produisant des inflorescences à partir de bourgeons sériaux situés à sa base. S. nobilis, seule espèce du genre égarée en Afrique occidentale (du Cameroun à la Guinée) est un thérophyte normalement caulescent, dont la tige orthotrope s'élève jusqu'à 1 m. et même 1m.50 de hauteur et porte trois sortes de fleurs : chasmogames, à corolle bien développée, en cloche largement ouverte, d'un violet sombre; semi-cleistogames, à corolle en forme de tube étroit, presque fermé, d'un violet pâle ou incolore; cleistogames, à corolle atrophiée, complètement close et incolore. Toutes ces fleurs produisent des ovules et des sacs embryonnaires normaux, un pollen normal et, après double fécondation, des fruits contenant des graines viables, cependant la fertilité, évaluée d'après l'abondance du pollen, le nombre des ovules, la dimension des fruits et le nombre des graines, est d'autant plus élevée que les fleurs sont mieux conformées.

... /

(1) L'anisocotylie est la règle chez les Streptocarpus, comme chez la plupart des Gesnériacées. L'anisophyllie à chaque noeud est aussi la règle chez les Streptocarpus érigés.

La durée de la photopériode influe sur le développement

Nous avons étudié le développement de S. nobilis, à partir de la germination, dans deux conditions photopériodiques différentes.

A. - En photopériodes de 15 heures (lumière ^{du} des jours + complément en lumière artificielle), une tige érigée portant des feuilles opposées s'édifie lentement, sans fleurir, jusqu'au huitième mois (12 noeuds). Au douzième noeud apparaissent de courtes cymes axillaires portant des fleurs semi-cleistogames et chasmogames ; aux treizième, quatorzième et quinzième noeuds, les inflorescences axillaires, de plus en plus ramifiées, sont caractérisées par la présence exclusive de fleurs chasmogames; au seizième noeud (11 mois), les cymes produisent encore des fleurs chasmogames; mais à celles-ci sont mêlées des fleurs semi-cleistogames et cleistogames. Le bourgeon terminal cesse alors de fonctionner et de courtes inflorescences portant des fleurs cleistogames apparaissent aux noeuds inférieurs, jusque dans l'aisselle du grand et du petit cotylédon, c'est-à-dire après épuisement de tous les bourgeons axillaires. La tige se dessèche alors. Au douzième et treizième mois après la germination, le cycle est achevé.

B. - En photopériodes de 8 heures , le développement, considérablement abrégé, s'achève, en 5 mois, après production très précoce de fleurs nées d'abord à partir du bourgeon terminal, puis des bourgeons sériaux situés à l'aisselle des cotylédons. Solitaires ou groupées en très petites cymes pauciflores, ces fleurs sont exclusivement cleistogames.

C. - S. nobilis réalise ainsi, suivant la durée de l'éclairement, toutes les potentialités de développement, prolongé ou néoténique, manifestées par les diverses espèces du genre. La figure 61 présente, côte à

côte , un Streptocarpus cordifolius (1) , espèce malgache produisant des fleurs chasmogames à l'aisselle du grand cotylédon (ou au sommet de la tige) et un S. nobilis élevé en journées de 8 heures. La ressemblance est évidente. Elle l'est plus encore (bien que physionomiquement moins apparente) entre les S. nobilis néoténiques et les Streptocarpus néoténiques à cotylédon géant. Une propension manifeste à la néoténie existe dans le genre Streptocarpus (2). L'intérêt de S. nobilis est que cette espèce est néoténique acaule ou, au contraire, fleurit tardivement sur une haute tige, suivant que les photopériodes sont longues ou courtes.

Héméro - ou nictypériodisme ?

NITSCH (1967 : cf. aussi ROSSINI et NITSCH, 1966) a soumis à des jours "longs " (16 heures) ou " courts " (10 heures) des plantes de S. nobilis dont il n'indique ni l'âge, ni l'état de développement. L'auteur a observé que ces individus, exposés à des éclairagements quotidiens de 10 h., et de forte intensité ($158000 \text{ ergs/cm}^2/\text{sec.}$), pendant deux semaines au moins, se couvrent de fleurs cleistogames, mais restent strictement végétatifs lorsqu'ils reçoivent le même éclairagement pendant 16 heures ; il ajoute que l'obtention de fleurs chasmogames exige, en jours de 10 heures, l'in-

... /

(1) Streptocarpus cordifolius est peut-être (cf. HUMBERT, 1967), une espèce vivace. Chacune des pousses feuillées formées par l'appareil souterrain dont l'existence est supposée n'en fleurit pas moins, très précocément, auprès de la première - et dernière - feuille formée par la tige aérienne.

(2) Nous avons vu, dans l'Herbier du Museum de Paris, déterminés, par H. HEINE, sous les noms de Streptocarpus violascens (H. POBEGUIN, Kouroussa, Guide n° 1335) et S. albiflorus (R. P. TISSERANT, M'Baïki Rép. Centre-Africaine, n° 3442), espèces l'une et l'autre caulescentes, des individus nains, hauts de 3,5 à 5 cm., ne comprenant encore que les cotylédons et, pour certains d'entre eux, une ou deux paires de feuilles, mais portant déjà une fleur cleistogame, ou une inflorescence 2 -3 flore de fleurs cleistogames. La néoténie avec cleistogamie que nous avons rencontrée, chez S. nobilis, dans des conditions seulement expérimentales, existe donc, chez d'autres espèces caulescentes du même genre, dans les conditions naturelles qu'il reste à définir.

interruption de la nuit de 15 heures, pendant 1 heure, par de la lumière rouge claire de faible intensité ($1950 \text{ ergs/cm}^2/\text{sec.}$). De ces expériences NITSCH conclut que S. nobilis est une plante nictypériodique.

Le bien fondé de cette conclusion n'est pas douteux si l'on considère qu'un éclaircissement quotidien de 8-10 heures détermine la production de fleurs fertiles, cleistogames, et que les jours de 15-16 heures retardent beaucoup la floraison. Mais les courtes photopériodes, ainsi que NITSCH l'a bien vu, ne permettent pas la production des fleurs chasmogames caractéristiques de l'espèce ; dans les expériences de NITSCH, ces fleurs ne se forment qu'après une interruption de la nuit longue ; dans nos expériences, elles apparaissent, naturellement, en fin de cycle, après 15 heures d'éclaircissement quotidien.

En définitive, si l'on tenait compte seulement de la floraison, en négligeant le type des fleurs formées, S. nobilis serait ambipériodique, ou indifférent. Mais, si l'on considère les conditions dans lesquelles apparaissent les fleurs caractéristiques, S. nobilis est, indiscutablement, héméropériodique : le seuil (durée critique) au dessous duquel le développement complet et la formation des fleurs chasmogames sont impossibles est de l'ordre de 11h. 30, conclusion qui rejoint celle de LAWRENCE (1943, cf. p. 10).

Cette conclusion est en accord avec le comportement normal de la plante dans la nature ; dans l'air où vit S. nobilis, vers $6^\circ - 10^\circ$ de latitude N., la durée des jours les plus courts est de l'ordre de 11h. 30, des jours les plus longs de 12h. 30 et la floraison (fleurs chasmogames) a lieu en juillet-août, après les jours les plus longs. S. nobilis est ainsi un excellent exemple de plantes tropicales de jours longs. En fait, les véritables plantes de jours courts, si nombreuses dans les régions tropicales, sont celles qui ne tolèrent pas les interminables journées de l'été des hautes latitudes.

Effets comparés des jours longs et des jours courts

S. nobilis, doué d'une étonnante propension à fleurir, produit des fleurs quelle que soit la photopériode, et à n'importe quel moment de son cycle, depuis la germination (plante hétérocotylée) jusqu'au stade (10 à 12 mois d'âge) précédant immédiatement la sénescence et la mort. Or, cette notion est considérablement compliquée par l'existence de deux sortes de fleurs : fleurs chasmogames normalement épanouies; fleurs semi-cleistogames et cleistogames qui, presque closes ou complètement closes, fonctionnent dans un état d'atrophie plus ou moins marquée (1).

A. - Les jours courts imposent absolument la cleistogamie. Ils assurent l'initiation florale de tous les bourgeons, de même que le développement abrégé des méristèmes floraux : tout bourgeon floral produit en jours courts reste à l'état de rudiment, et ne s'ouvre pas. Même les boutons formés en fin de cycle, et prêts à s'épanouir en fleurs chasmogames, restent clos si, à l'éclairement long pendant lequel ils se sont formés, est substitué, in extremis, un éclaircissement court. L'effet de ces éclaircissements courts est irréversible ; il ne peut être annulé par un éclaircissement consécutif en jours longs : le devenir de tous les méristèmes est définitivement fixé et, quel que soit l'âge de la plante, chacun d'eux donne naissance à une fleur

.../

(1) Compte tenu seulement de la floraison, et non de ces différences dans le développement des fleurs, le cas de S. nobilis n'est pas sans évoquer celui de Scrofularia erguta (CHOUARD et LOURTIOUX, 1959, CHOUARD, 1962). Chez cette espèce existent deux sortes de rameaux : une tige orthotrope, à feuilles normalement développées, qui fleurit en jours longs, et des tiges plagiotropes, à feuilles atrophiées, insensibles à la photopériodicité. " Tout se passe comme si on avait deux races photopériodiquement différentes sur les divers rameaux d'un même individu " ; et, " chez S. arguta, la propension à fleurir est le sort normal de tout bourgeon axillaire, si cette propension n'est pas inhibée d'autre part " (CHOUARD, 1962).

fleur cleistogame, ou à une inflorescence de fleurs cleistogames. Il s'agit là d'une action directe et spécifique d'un puissant facteur, disponible en permanence, déterminant l'initiation florale au niveau de chaque méristème, et empêchant le développement complet des ébauches florales dont il a suscité l'apparition. Aucun fait ne permet d'imaginer que ces deux effets pourraient relever de facteurs différents.

B. - Les jours longs stimulent le développement végétatif et le conduisent jusqu'à son terme. Mais il semble que ces deux effets soient distincts.

La construction d'une tige érigée comprenant de nombreux entrenœuds exige un éclairement suffisamment intense.

Par contre, la formation de fleurs chasmogames ne dépend que de la durée de l'éclairage, et non de son intensité. Les plantes faiblement éclairées, pendant 14 heures, au cours des sombres journées de l'hiver n'atteignent qu'une médiocre hauteur et produisent cependant des fleurs chasmogames. Et NITSCH a pu déclencher la formation de ces fleurs en interrompant la nuit longue par un éclairage rouge clair de faible intensité.

Il convient donc de distinguer l'intensité de l'éclairage, qui exerce un effet d'auxège (peut-être de nature trophique), de la durée de l'éclairage, dont l'action sur la floraison est spécifique.

C. - Les jours longs ne suppriment pas le facteur de cleistogamie et ne font qu'inhiber son action. A tout moment du cycle d'un individu élevé en jours longs, l'exposition en jours courts déclenche irréversiblement une explosion de fleurs cleistogames. NITSCH, qui a soumis à des jours " courts " (10 heures) des individus d'âge apparemment assez avancé, constate qu'ils se couvrent de fleurs. Et, lorsque les plantes de jours longs sont

en fin de cycle et ont produit les fleurs chasmogames, la période de floraison s'achève par l'apparition, à chaque noeud, en sens descendant, de fleurs cleistogames. Tout se passe comme si les jours longs entretenaient la production d'un facteur ayant, sur les méristèmes végétatifs et floraux, une action antagoniste de celle qu'exerce le facteur permanent de cleistogamie : dominant celui-ci pendant les 8 à 9 premiers mois de la vie en empêchant l'initiation florale des bourgeons ; le dominant encore pendant la période de floraison en permettant le développement complet des ébauches florales, puis dominé en fin de cycle : la présence permanente et l'activité de plus en plus incomplètement réprimée du facteur de cleistogamie sont alors exprimées par l'apparition des fleurs semi-cleistogames et cleistogames, dont le nombre augmente à mesure qu'approche le déclin. Les fleurs semi-cleistogames de différents types correspondraient ainsi à des équilibres divers entre les actions antagonistes des deux facteurs, dont l'un, actif ou latent, mais toujours présent quelles que soient les conditions d'éclairement, détermine la floraison cleistogame, et dont l'autre, lié aux jours longs, assure la croissance végétative et, pendant une courte période, en fin de cycle, la floraison chasmogame.

Cleistogamie et photopériodisme

Les effets des photopériodes sur la formation des fleurs cleistogames, jusqu'à présent peu étudiés, ne sont pas douteux.

GARNER et ALLARD (1920) constatent qu'une violette commune dans l'E. des U.S.A. , Viola fimbriatula peut fleurir pendant tout l'hiver si on donne une lumière d'appoint afin de créer des jours longs, mais ne produit que des fleurs cleistogames.

BORSGTRÖM (1939) étudie les effets de la photopériodicité chez huit espèces de Viola (V. biflora, canina, hirta, mirabilis, odorata, palustris, riviniana et silvestris). Il confirme, en les précisant et les généralisant, les résultats obtenus par GARNER et ALLARD. D'après BORGSTRÖM, les violettes ne fleurissent pas si les photopériodes sont inférieures à 12 heures. Les photopériodes comprises entre 12 et 15 heures déterminent la chasmogamie; plus longues, elles provoquent la cleistogamie. Telle serait la raison pour laquelle les violettes produisent au printemps et, parfois, en automne (deuxième floraison) leurs fleurs chasmogames, en été leurs fleurs cleistogames.

Les recherches expérimentales de CHOUARD (1947) sur Viola hirta et V. silvestris confirment la liaison entre les jours longs et la cleistogamie : " en journée longue, ou même continue," ces violettes " produisent indéfiniment des fleurs cleistogames, tant que la température permet une végétation active ". Tandis que l'apparition des fleurs chasmogames exige des jours courts. Mais CHOUARD introduit une notion nouvelle : les fleurs chasmogames ne se forment, en jours courts, que si les plantes ont subi une période de froid.

Viola cunninghamii, espèce néo-zélandaise étudiée par HOLDSWORTH (1966), se comporte comme ses congénères boréales : la plante produit des fleurs chasmogames pendant les premières semaines du printemps austral (septembre-octobre) et, d'octobre à mai, ne porte plus que des fleurs cleistogames.

Le cas des violettes paraît donc inverse de celui de Streptocarpus nobilis : les jours courts font apparaître des fleurs chasmogames chez les violettes, cleistogames chez Streptocarpus. Mais les violettes jusqu'à présent étudiées du point de vue qui nous occupe sont toutes des plantes pérennes de régions à hiver froid, tandis que S. nobilis est un thérophyte tropical thermophile ; son cycle, ne comportant pas de période de repos, est

moins compliqué que celui des violettes et une comparaison des conditions de la prise à fleurs chez des plantes écologiquement et organiquement si différentes n'a peut-être aucun sens.

Une comparaison avec le comportement de la Papilionacée annuelle Falcata comosa (= Amphicarpa monoica) paraît plus intéressante. Cette espèce, autochtone en Amérique du N., du Nouveau Brunswick au golfe du Mexique, comprend deux sortes de rameaux : d'une part, des tiges feuillées grêles, volubiles ; d'autre part, naissant, en grand nombre, à divers niveaux de ces tiges, et surtout à leur base, des stolons retombants, filiformes et aphylls (1).

Les tiges feuillées aériennes portent, à partir de feuillet, des fleurs bleues, chasmogames, et des fleurs vertes, cleistogames, celles-ci suivant ou précédant celles-là ; à partir de ces fleurs sont formées des gousses plates, scléreuses, contenant de petites graines dures.

Les stolons aphylls pénètrent dans le sol et leur bourgeon terminal donne naissance à une fleur rudimentaire, strictement cleistogame ; chacune de ces fleurs produit une grosse gousse indéhiscente contenant une volumineuse graine charnue, comestible, que les Indiens consommaient.

ALLARD (1932) a étudié expérimentalement l'influence des durées quotidiennes d'éclairement sur le développement de cette Légumineuse. Les fleurs cleistogames, celles des tiges aériennes comme celles des stolons, peuvent se former en toute photopériode comprise entre 5 h. et 13h. 30. Les fleurs chasmogames n'apparaissent qu'à partir de 13h. 30 d'éclairement. Elles n'existent, dans la nature, qu'en juillet-août, tandis que les stolons florifères poussent dès la mi-juin.

... /

(1) Cet appareil végétatif n'est pas sans rappeler celui de Scrofularia arguta (cf. p. 49 note 1).

Des différences d'organisation considérables séparent Streptocarpus de Falcata et le comportement de celle-ci n'a donné lieu qu'à une étude partielle, strictement limitée à l'action des photopériodes. Mais ce que nous avons appris par l'étude détaillée de Streptocarpus permet d'entrevoir, grâce à certaines indications données par ALLARD, quelques similitudes : précarité des fleurs chasmogames, liées à une longue durée d'éclairement ; très grande propension à fleurir et très forte tendance à la cleistogamie, inhibée seulement pendant les jours les plus longs ; existence de différents types de fleurs représentant " des degrés plus ou moins distincts de réduction, depuis les fleurs bleues voyantes jusqu'aux fleurs hypogées les plus rudimentaires " (ALLARD) , ces degrés répondant, peut-être, à des équilibres entre les facteurs qui déterminent la cleistogamie et ceux qui, temporairement, l'inhibent.

ALLARD ne doute pas que, chez toutes les espèces saisonnièrement cleistogames ou chasmogames, le photopériodisme est la cause des différences dans le développement floral. Chez S. nobilis, plante vivant dans un climat sans différences saisonnières importantes, fleurs chasmogames et cleistogames (celles-ci peu nombreuses dans la nature) coexistent normalement dans de mêmes inflorescences. Seule, l'expérience a révélé les fortes tendances de la plante vers la cleistogamie. Mais on peut imaginer que des possibilités physiologiques de cette sorte ont joué un rôle dans l'adaptation de certaines espèces tropicales à des climats contrastés : la libération des tendances à la cleistogamie permet à la plante de fleurir et de produire des graines pendant toute la période où la température n'est pas limitante, quelle que soit la durée du jour.

4.2.- La reproduction

Nous examinerons, dans un premier temps, les travaux antérieurs sur les Gesnériacées, puis nous comparerons ces résultats avec nos observations. Il conviendra toutefois de distinguer entre l'étude des fleurs chasmogames et celle ^{des} fleurs cleistogames et semi-cleistogames .

4.2.1.- Les travaux antérieurs

Les travaux de cytologie ~~sur~~ la famille des Gesnériacées sont peu nombreux. Le précurseur est, sans aucun doute, HIELSCHER, qui en 1789, publie une étude sur l'Anatomie et la Biologie du genre Streptocarpus. Nous citerons ensuite les travaux de BALICKA-IWANOWSKA (1899) sur Klugia notoniana, ceux de COOK (1907) sur Rhytidophyllum crenulatum, ceux de SCHNARF (1921) sur Klugia zeylanica, de LAURENT (1923) sur Corytoloma cyclophyllum, de GLISIC sur Ramonda nathaliae et R. serbica (1924), Haberlea rhodopensis (1928) et Roettlera (1934), nous mentionnerons enfin l'étude de THATHACHAR (1942) sur Didymocarpus tomentosa et celle de CRETÉ sur Streptocarpus et Ramonda pyrenaica (1942) et Chirita lavandulacea (1949).

Cependant, la plupart de ces travaux ne décrivent essentiellement que le sac embryonnaire prêt à être fécondé et le développement de l'albumen et de l'embryon. Seule l'étude de THATHACHAR est plus complète puisqu'elle s'intéresse, non seulement, à l'embryogénie mais aussi aux gamétogénèses mâle et femelle.

Dans l'exposé des travaux, nous résumerons successivement les résultats sur la gamétogénèse mâle, la gamétogénèse femelle et la fécondation, et ceux sur l'embryogénèse.

La gamétogénèse mâle .- Les seules indications que nous avons sont celles de THATHACHAR pour Didymocarpus tomentosa. Les cellules-mères des microspores sont contenues dans un sac pollinique dont la paroi est formée de 3

strates . La couche la plus externe se transforme en une couche fibreuse (" fibrous layer ") , la médiane disparaît , et l'interne donne le tapis dont les cellules multinucléées nourrissent les cellules-mères, puis les grains de pollen.

Dans sa publication, l'auteur ne précise ni le nombre des cellules-mères, ni le mode de cloisonnement de la tétrade pollinique ; il indique seulement que les grains de pollen sont sphériques avec 3 sillons et binucléés.

La gamétogénèse femelle et la fécondation .- Dès 1907, COOK, chez Rhytidophyllum crenulatum , signale que la cellule-mère du sac embryonnaire dérive d'une cellule sous-épidermique du nucelle. Toutefois, il ne décrit pas la méiose, ni la tétrade de mégaspores et semble considérer que le sac embryonnaire dérive directement de la cellule archésporiale " This cell then elongates very rapidly and forms the two and four nucleate stages of the embryo-sac " .

Le sac embryonnaire, octonucléé comprend une très grosse oosphère, des synergides de petite taille, des antipodes éphémères et 2 noyaux polaires qui ne fusionnent que tardivement.

GLISIC dans les espèces qu'il étudie (Ramonda nathaliae , R. serbica , Haberlea rhodopensis , Roettlera) observe des ovules ténuinucellés et la formation d'une tétrade linéaire de macrospores à partir d'une cellule archésporiale différenciée sous l'assise épidermique du nucelle. Dans la tétrade, seule la macrospore chalazienne survit, s'allonge beaucoup et édifie un sac embryonnaire. Les synergides pénètrent dans le canal micropylaire et même sortent du micropyle (synergides extramicropylaires), l'oosphère est très volumineuse, les antipodes très petits et finissent par disparaître enfin les noyaux polaires sont accolés mais ne fusionnent pas.

Dans le même temps, le nucelle disparaît et le jeune sac digère les cellules de l'assise interne du tégument ovulaire qui se comporte donc comme un tapis tégumentaire ("integumental tapetum").

L'auteur décrit aussi l'entrée du tube pollinique par le micropyle (porogamie) et la fécondation du sac embryonnaire. Les images de ce phénomène sont très classiques puisque l'une des synergides se détruit au moment de l'entrée du tube pollinique, dont l'apex s'accole ensuite à l'oosphère et se rompt en libérant les noyaux gamétiques. L'un des noyaux mâles s'unit avec le noyau de l'oosphère, l'autre avec les noyaux polaires qui ne fusionnent qu'au moment de l'arrivée du gamète mâle.

En 1942, THATHACHAR, chez Didymocarpus tomentosa confirme toutes les observations de GLISIC qui dès 1934 avait mis en évidence les caractéristiques essentielles de la gamétogénèse et de la fécondation chez les Gesnériacées.

L'embryogénèse .- Nous examinerons la formation de l'albumen puis l'édification de l'embryon .

L'albumen. - Dans toutes ^{les} espèces étudiées, le développement de l'albumen obéit, à quelques détails près, aux mêmes lois.

La division du premier noyau de l'albumen est suivie de la séparation transversale du sac embryonnaire en " 2 chambres " (la chambre chalazienne et la chambre micropylaire).

Dans la chambre chalazienne, le noyau peut ne plus se diviser (Klugia zeylanica, SCHNARF, Ramonda nathaliae et R. serbica, GLISIC ; Ramonda pyrenaica, CRETE), ou au contraire se diviser une fois sans que la caryocinèse soit suivie de cytodierèse (Klugia notoniana, BALICKA-IWANOWSKA ; Corytoloma cyclophyllum, LAURENT ; Haberlea rhodopensis, GLISIC ; Roettlera, GLISIC ; Didymocarpus tomentosa, THATHACHAR ; Chirita lavandulacea, CRETE) .

Dans presque tous les genres (Klugia, Ramonda, Corytoloma, Roettlera, Haberlea, Didymocarpus, Chirita) ~~cette~~ chambre évolue en haustorium,

parfois très actif (Didymorcarpus, Chirita) alors qu'elle disparaît chez Streptocarpus .

Les divisions nucléaires dans la chambre micropylaire sont toujours suivies du cloisonnement cellulaire. La première division peut être transversale (Klugia zeylanica, Ramonda nathaliae et R. serbica, Ramonda pyrenaica), mais elle est le plus souvent longitudinale, la suivante étant transversale (Corytoloma cyclophyllum, Haberlea rhodopensis, Roettlera, Didymocarpus tomentosa, Chirita lavandulacea).

Dans tous les cas, la chambre micropylaire est séparée transversalement en un étage micropylaire et un étage intermédiaire.

Chez toutes les espèces , l'étage micropylaire se transforme en haustorium bicellulaire parfois très développé (Didymocarpus tomentosa), l'étage intermédiaire forme l'albumen sensu-stricto dont les cellules grandes et vacuolisées accumulent des réserves amylacées.

Chez Streptocarpus (CRETÉ) les cellules de l'albumen repoussent la chambre chalazienne dégénéréscente et occupent tout le volume disponible.

L'embryon . - L'édification de l'albumen obéit à des lois encore plus rigides que celles qui gouvernent la formation de l'albumen.

Si en 1879, HIELSCHER ne décrit que très succinctement les modalités de l'embryogénèse, COOK en 1907 et tous les auteurs postérieurs dont nous ne citerons que CRETE parce qu'il a étudié un Streptocarpus hybride ont montré que l'embryogénèse est du type Capsella bursa pastoris.

De plus, ils ont tous signalé l'existence d'un suspenseur très long et très fin qui enfonce l'embryon au sein de l'albumen dont les cellules sont dissolues.

4.2.2. - Nos résultats

Nous considérerons, d'une part les fleurs chasmogames, et d'autre part les fleurs cleistogames et semi-cleistogames.

4.2.2.1. - Les fleurs chasmogames

Comme THATHACHAR l'a décrit chez Didymocarpus tomentosa, les sacs polliniques sont limités par une paroi tripartite. Il ne se différencie jamais d'assise mécanique, mais nous n'avons jamais observé, comme chez cette dernière espèce la disparition de la strate moyenne et la transformation de l'épiderme en couche fibreuse.

Les grains de pollen formés dans les sacs polliniques sont tricolporés et faiblement longi axes (subsphériques) lorsqu'ils sont turgescents., leur cytologie est la même que celle des deux espèces déjà étudiées par DEXHEIMER (1970) puisqu'ils sont bicellulaires et montrent pendant la maturation des réserves amylacées transitoires. (Streptocarpus caulescens, Aeschynanthus pulchra)

La gamétogénèse femelle et la fécondation présentent aussi les mêmes caractères que les espèces déjà étudiées.

Les ovules sont ténuinucellés. L'archéspore sous épiderm^{ique} donne directement la cellule-mère des mégaspores. Le résultat de la méiose est une tétrade linéaire dont seule la macrospore chalazienne persistera.

Cette cellule haploïde s'allonge considérablement et édifie un sac embryonnaire monosporé à 8 noyaux du type Polygonum. Dans le même temps, le nucelle disparaît et le sac achevé est en contact avec le tégument ovulaire dont il lyse les cellules les plus internes (tapis tégumentaire).

Le gamétophyte mûr est formé de 2 très longues synergides qui s'engagent dans le canal micropylaire et même font saillie à l'extérieur, d'une très grosse oosphère, ^{de} 3 cellules antipodiales éphémères et ^{de} 2 noyaux polaires accolés qui ne fusionnent pas.

Comme GLISIC l'a décrit chez Haberlea rhodopensis, le tube pollinique pénètre dans l'ovule par le micropyle (porogamie), détruit une des synergides et libère les gamètes à proximité de l'oosphère. Les noyaux polaires migrent vers le pôle micropylaire et fusionnent peu de temps avant la fécondation.

Après la division du premier noyau de l'albumen, il se forme une chambre micropylaire et une chambre chalazienne. Chez Streptocarpus nobilis, cette dernière, bien que son noyau se divise encore une fois, disparaît sans donner un haustorium. CRETE (1942) l'avait déjà signalé chez un Streptocarpus hybride. L'absence d'haustorium chalazien paraît donc être une caractéristique du genre.

Les modalités de la construction de l'albumen sont semblables à celles décrites par LAURENT chez Corytoloma cyclophyllum, par GLISIC chez Haberlea rhodopensis et Roettlera, THATHACHAR chez Didymocarpus tomentosa et CRETE chez Chirita lavandulacea (1)

La chambre micropylaire se divise longitudinalement puis transversalement délimitant ainsi un étage micropylaire et un étage intermédiaire. Les cellules de l'étage micropylaire se transforment en haustorium micropylaire mais incomparablement moins développé que celui décrit chez Didymocarpus tomentosa par THATHACHAR. L'albumen proprement dit dérive de l'étage intermédiaire ; lorsqu'il est presque achevé il différencie une assise périphérique de petites cellules qui n'avaient été signalées dans aucune autre espèce.

Ainsi, la construction de l'albumen de Streptocarpus nobilis présente les caractéristiques générales de la famille à côté de caractères originaux comme l'absence d'haustorium chalazien et la différenciation d'une couche pariétale de petites cellules.

.../

(1) Pour le Streptocarpus hybride étudié par cet auteur nous n'avons aucune indication sur les premières divisions.

L'embryon est enfoncé dans l'albumen par un suspenseur long et fin et il s'édifie selon le type Capsella bursa pastoris comme dans toutes les espèces de Gesnériacées déjà étudiées.

Ainsi, Streptocarpus nobilis, par ses fleurs chasmogames, s'inscrit parfaitement dans le cadre cytologique de la famille défini par des grains de pollen tricolporés, subsphériques et bicellulaires, des ovules tenuinucellés et unitégumentés, une archéspore femelle hypodermique, un sac embryonnaire monosporé du type Polygonum, un albumen cellulaire, la présence constante d'un haustorium micropylaire, un suspenseur long et filamenteux et une embryogénèse du type Capsella bursa pastoris.

4.2.2.2. - Les fleurs cleistogames et semi-cleistogames

La production, dans certaines conditions (cf. p.16 et 19), de fleurs réduites, signalée pour la première fois par ENGLER (1921) puis en 1965 par G. MANGENOT, représente le caractère le plus original de la biologie de cette espèce puisque ce phénomène n'a été observé dans aucune autre Gesnériacée.

Deux points ont plus particulièrement retenu notre attention :

Ces fleurs ont-elles une sexualité normale, ou sont-elles parthénogénétiques comme leurs structures florales très réduites associées à une énorme production de graines peuvent le laisser supposer ?

En plus des différences morphologiques entre les types floraux, existe-t-il aussi des différences d'ordre cytologique et biologique ?

Parthénogénèse ou reproduction sexuée ?

Chaque fruit formé par une fleur réduite renferme beaucoup de graines (1500 graines dans un fruit de 5, cm de long.). Ces graines sont parfaitement viables et germent avec un fort pourcentage (95%) comme celles des fleurs chasmogames (98 %).

L'étude cytologique des gamétogénèses mâle et femelle montre sans aucun doute possible que la méiose ne présente pas d'anomalie et que le résultat est, d'une part, des tétrades de microspores puis des grains de pollen bicellulaires, et d'autre part, des sacs embryonnaires du type Polygonum.

De plus, les grains de pollen contenus dans les sacs polliniques appliqués contre la surface stigmatique, germent et émettent des tubes polliniques qui cheminent dans les tissus du gynécée jusqu'aux ovules où ils entrent par le micropyle (porogamie). Puis ils libèrent leurs gamètes, et les images de fécondation du sac embryonnaire et du développement de l'albumen et de l'embryon sont en tous points semblables à celles décrites chez les fleurs chasmogames.

Ces fleurs ont donc une sexualité normale et selon leur morphologie plus ou moins réduite elles sont considérées comme des fleurs cleistogames ou semi-cleistogames.

Chez Streptocarpus nobilis toutes les formes florales sont fertiles et en cela cette espèce s'oppose à Viola odorata var. praecox étudiée par MADGE (1929), où seules les fleurs réduites (cleistogames et semi-cleistogames) sont fertiles.

Comparaison entre les fleurs cleistogames et les fleurs chasmogames

Les fleurs chasmogames épanouissent une corolle bien développée et vivement colorée d'où sort un long style dont le stigmate ne peut recevoir le pollen des anthères déhiscentes. L'autopollinisation est impossible et le pollen est transporté par un vecteur qui est très probablement un insecte (cf. HILLIARD).

Au contraire, dans les fleurs cleistogames, la corolle très réduite incolore ne s'ouvre pas ; c'est une sorte de capuchon qui applique très étroitement les anthères contre la surface stigmatique ; l'autopollinisation est obligatoire.

Les fleurs semi-cleistogames de type I ont la même biologie florale que les fleurs cleistogames et n'en sont qu'une forme moins réduite, alors que celles de type II représentent un état intermédiaire. Leur corolle bien que réduite est colorée et les anthères sont déhiscentes, mais leur proximité du stigmate rend l'autopollinisation quasi obligatoire.

La biologie florale de Streptocarpus nobilis est tout à fait particulière puisque les individus peuvent former, soit des fleurs allogames, soit des fleurs strictement autogames, ainsi que les types de transition (fleurs semi-cleistogames de type II).

L'étude cytologique révèle des différences tout aussi remarquables. Dans les sacs polliniques des fleurs cleistogames et semi-cleistogames, l'archéspore après quelques mitoses se transforme en tissu sporogène comme le montre le nombre réduit de cellules-mères (20 à 100). La méiose puis la formation des grains de pollen se produisent à un stade précoce de l'ontogénie florale. Ainsi, dans des boutons de fleurs cleistogames de 3,5 mm, les cellules-mères sont en méiose, alors que dans ceux des fleurs chasmogames de la même dimension, les cellules archésporiales se multiplient encore par mitose, et la méiose ne s'observe que dans des boutons de 1 à 1,5 cm.

De même, les stades de maturation des grains de pollen des fleurs cleistogames sont télescopés et ils émettent un tube pollinique avant la disparition des réserves amylacées. Leur physiologie est différente et, comme MADGE, chez *Viola odorata*, nous n'avons jamais réussi à les faire germer sur un milieu artificiel, contrairement à ceux des fleurs chasmogames dont la germination est facile.

La gamétogénèse femelle est aussi accélérée mais le phénomène est beaucoup moins spectaculaire. Dans les ovaires de 3 à 4 mm de long, âgés de 3 jours, des fleurs cleistogames, toutes les cellules-mères des sacs embryonnaires sont en méiose, alors que le même stade n'est observé chez les fleurs chasmogames que dans des ovaires de 1,5 cm, âgés de 10 jours. La maturation des cellules archésporiales est considérablement raccourcie.

L'accélération des gamétogénèses mâle et femelle, la germination des grains de pollen dans les sacs polliniques déjà signalés (LECLERC du SABLON, MADGE) représentent certainement des caractéristiques essentielles de la biologie de ces types floraux.

Ainsi, ces fleurs sont édifiées avec une remarquable économie de matière vivante : elles sont réunies en inflorescences pauciflores, parfois uniflores, leur corolle n'est pas développée, les gamétogénèses mâle et femelle sont accélérées, enfin, les dispositifs floraux suppriment la dispersion du pollen et rendent obligatoire l'autopollinisation, évitant le gaspillage de la poussière pollinique comme dans la pollinisation croisée.

Or, les fleurs cleistogames apparaissent précisément dans les conditions où la productivité est faible, soit parce que la photopériode (8h.) n'assure qu'un minimum trophique, soit parce que l'individu est épuisé (fin de floraison) et condamné à disparaître.

Ce comportement rappelle par beaucoup de points la production de spores par des champignons lorsqu'ils se trouvent dans des conditions défavorables.

La floraison cleistogame de Streptocarpus nobilis constitue donc un moyen de survie de l'espèce par une production massive de graines à la suite de la transformation de tous les méristèmes de la plante en fleurs réduites où ne persistent que le minimum de tissus stériles.

5. - RESUME

1. Le cycle de développement de Streptocarpus nobilis est fortement influencé par la photopériodicité. Le cycle complet n'est possible qu'en photopériodes longues. Les courtes photopériodes inhibent le développement et conduisent à une floraison très précoce, néoténique. Un facteur existe, chez cette espèce, qui tend à transformer tous les bourgeons en fleurs ou inflorescences cleistogames. Ce facteur est partiellement inhibé en régime de jours longs, mais exerce pleinement ses effets en régime de jours courts.
 2. La croissance de l'appareil végétatif, en régime de jours longs, est fortement influencée par l'intensité lumineuse ; la hauteur de la tige est directement proportionnelle à cette intensité.
 3. L'architecture des inflorescences (fleurs chasmogames et cleistogames) est complexe et répond à un type original, que nous avons analysé.
 4. La structure des fleurs chasmogames et cleistogames, ainsi que des fleurs de type intermédiaire, a été décrite.
 5. Toutes les fleurs de S. nobilis sont normalement sexuées. Les fleurs chasmogames sont auto- ou allogames suivant l'absence ou la présence d'un insecte pollinisateur. En l'absence de l'Insecte, l'autopollinisation est assurée par la chute de la corolle .
 6. Le sac embryonnaire est du type monosporé à 8 noyaux (type Polygonum).
 7. L'embryon se développe suivant le type Capsella .
-

BIBLIOGRAPHIE

- ALLARD (H.A.).- 1932. Flowering behaviour of the hog peanut in response to length of day. - Jal of Agric. Res. , vol. 44, 127-137 .
- ANOMA (G.).- 1965. Recherches cytologiques sur les grains de pollen des Composées. Ann. Univ. Abidjan, 1, 90 pages .
- BALICKA-IWANOWSKA (G.).- 1899. Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopétales . Flora, Bd 86, 47.
- BORGSTROM (G.).- 1939. Formation of cleistogamic and chasmogamic flowers in wild Violets as a photoperiodic response. Nature, 144, 514-515.
- BURTT (B.L.).- 1962. Studies on the Gesneriaceae of the old world
Tentative keys to the tribes and genera.
Notes roy. bot. gard. Edinb., 24, 205-220 ,
1967. Gesneriad as a family. Plants and Gardens, 23, 54-57.
- CHOUARD (P.).- 1947. Sur les conditions photopériodiques des divers modes de floraison des violettes, Viola hirta L. et Sylvestris Lam.
C.R. Acad. Sc., Paris, 224, 1523-1525.

1962. Quelques réflexions sur la physiologie de la floraison.
Bull. Soc. bot. Fr., 109, 219-239.
- CHOUARD (P.), LAURTIUUX (A.).- 1959. Corrélations et réversions de croissance et de mise à fleurs chez la plante amphicarpique Scrofularia arguta Solander. C.R. Acad. Sc., Paris, 249, 889-891.
- CLARKE (C.B.).- 1883. Streptocarpus nobilis in A. et C. de CANDOLLE
Monogr. phanerog, vol. 5, 155.
- COOK (T.M.).- 1907. The embryology of Rhytidophyllum crenulatum .
Bull. Torrey bot. club. 34, 179-184.
- CRETÉ (P.).- 1942. Recherches histologiques et physiologiques sur l'embryologie des Labiatiflores. - Contribution à l'étude des formations haustoriales. Thèse Doct. ès-Sc., Paris, 240 pages, Jouve et Cie.

1949. Recherches embryologiques sur les Gesnériaceae. Développement de l'albumen et de l'embryon chez le Chirita lavandulacea Stapf. Bull. Soc. Bot. Fr., 96, 234-235.

- DEXHEIMER (J.). - 1970. Recherches cytophysiologiques sur les grains de pollen. Rev. Cytol. et Biol. vég., 33, 169-234.
- ENGLER (A.) DIELS (L.). - 1936. Syllabus der Pflanzenfamilien. G. Borntrager Verl. II, Aufl, 352-353.
- GARNER (W.W.), ALLARD (H.A.). - 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors on growth and reproduction in plants. J. Agric. Res., 18, 553-606.
1923. Further studies in photoperiodism; the response of the plant to relative length of day and night. J. Agric. Res., 23, 871-920.
- GLISIC (Lj. M.). - 1924. Development of the female X-generation and embryo in Ramonda. (Diss. Philos. Fak. Beograd, 1924.)
- 1928. Development of the female gametophyte and endosperm in Haberlea rhodopensis. Bull. Inst. Gard. Bot. Univ., Beograd, 1, 1-13.
1934. Zur Kenntnis der Samenentwicklung der Gesneriaceen. Über die Endosperm und Haustorienbildung von Roettlera. Bull. Inst. Gard. Bot. Univ., Beograd, 3, 94-111.
- HIELSCHER (T.). - 1879. Anatomie und Biologie der Gattung Streptocarpus. Beitr. z. Biol. d. Pflanz., 3, 1
- HILL (A.W.). - 1941. Streptocarpus nobilis. Proceedings of the Linnean Society of London, 153rd Session, Part. 1, , 1940-1941.
(Discussed by Mr. I.H. BURKHILL).
- HILLIARD (O.). - 1965. A taxonomic revision of Streptocarpus subgenus Streptocarpus in Natal. Thesis, vol. 1 (non publiée).
1966. Studies in Streptocarpus. J. S. Afr. bot. 32, 87-123.
- HOLDSWORTH (M.). - 1966. The cleistogamy of Viola cunninghamia. Trans. roy. soc. N.Z. bot., 3, 169-174.
- HUMBERT (H.). - 1967. Espèces nouvelles de Streptocarpus (Gesneriaceae) à Madagascar. Adansonia 7, 275-294.
- IVANINA (L.I.). - 1966. Application of the carpological method to the taxonomy of the Gesneriaceae. Notes roy. bot. Gard. Edinb., 26, 383-403.

- LAURENT (V.). - 1923. Zur Entwicklungsgeschichte von Corytoloma cyclophyllum Dus. Sp. ined. Svensk. bot. Tidskr., 17.
- LAWRENCE (W.J.C.). - 1943. Photoperiodism in Streptocarpus Gard. chron. ser. 3, CXIII, 156.
- 1940. The genus Streptocarpus. J. roy. hort. soc., 65, 17-22.
- LECLERC du SABLON. - 1910. Recherches sur les fleurs cleistogames. Rev. Générale de Botanique, 12, 305-318.
- MADGE (M.A.P.). - 1965. Spermatogenesis and fertilization in the cleistogamous flower of Viola odorata var. praecox Gregory. Ann. of Bot., 43, 545-577.
- MANGENOT (G.). - 1965. Streptocarpus nobilis C.B. Clarke. Icones plantarum africanum I.F.A.N. éd. Dakar, fasc.7, pl.166.
- NITSCH (J.P.). - 1967. Streptocarpus nobilis, plante de jours courts. Bull. Soc. bot. Fr., 124, 128-132.
- ROSSINI (M.E.), NITSCH (J.P.). - 1966. Induction de la floraison in vitro chez une plante de jours courts, Streptocarpus nobilis. C.R. Acad. Sc., Paris, 263, 1379-1382.
- SCHNARF (K.). - 1921. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. II. - Klugia zeylanica, Oesterr. bot. Zeitschr. 70, 255.
- SOUEGES (R.). - 1948. Embryogénie et Classification, 1er, 2è, 3è fasc. Herman et Cie, édit. Paris.
- THATHACHAR (T.). - 1942. Studies in Gesneriaceae. Gametogenesis and embryogeny in Didymocarpus tomentosa. J. Ind. Bot. Soc., 21, 185-193.
- WEST (G.). - 1930. Cleistogamy in Viola riviniana with special reference to the cytological aspects. Am. of Bot., 144, 87-109.
- WILLIS (J.C.). - 1960. A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge Univ. Press. 6 th. ed.
- WOODS (P.). - 1964. Pollen morphology in the Gesneriaceae, in : The broadening basis of classification, 10th. Intern. Bot. Congr. Proc. Edinb.
-

